



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

FENOLOGÍA DE DOS ESPECIES DE MUÉRDAGO ENANO SIMPÁTRICAS  
(*Arceuthobium vaginatum* Y *A. globosum*) PARÁSITOS DE *Pinus hartwegii* EN  
ZOQUIAPAN, EDO. DE MÉXICO, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGA**

PRESENTA:

**ELIZABETH ANDREA ALDECO CONTRERAS**

TUTORA

DRA. MÓNICA ELISA QUEIJEIRO BOLAÑOS



CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno  
Aldeco  
Contreras  
Elizabeth Andrea  
55 2153 0654  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
309242099
2. Datos del tutor  
Dra.  
Mónica Elisa  
Queijeiro  
Bolaños
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
María Graciela  
García  
Guzmán
4. Datos del sinodal 2  
M en C  
Yuriana  
Martínez  
Orea
5. Datos del sinodal 3  
M en C  
Irene  
Pisanty  
Baruch
6. Datos del sinodal 4  
Dra.  
Lucía Oralia  
Almeida  
Leñero
7. Datos del trabajo escrito  
Fenología de dos especies de muérdago enano simpátricas (*Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum*) parásitos de *Pinus hartwegii* en Zoquiapan, Edo. de México, México.  
66 p.  
2018

“Así van cayendo las hojas de un árbol otoñal, sin que él lo sienta:  
la lluvia, el sol o el frío resbalan por su tronco,  
mientras la vida se retira lentamente a lo más íntimo y lo más recóndito.

El árbol no muere, espera.”

H.H.

*A mis padres*

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por una educación de calidad y por la oportunidad de generar recuerdos y momentos inolvidables.

A la Facultad de Ciencias y a sus profesores, quienes contribuyeron a mi formación académica y me inculcaron el amor a la biología.

A la Dra. Mónica Queijeiro, por permitirme conocer el mundo de los muérdagos y guiarme durante todo este proceso, ya que sin ella, este trabajo no me sería tan satisfactorio. Porque además de una excelente tutora, también encontré a una persona maravillosa, una amiga, que me tuvo paciencia hasta el final y depositó su confianza en mí. Infinitas gracias.

A los profesores del taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos, ya que contribuyeron en gran medida en la elaboración de esta tesis gracias a sus valiosas enseñanzas.

A todos los que integran el Laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos, porque me apoyaron de múltiples maneras, pero sobre todo al Dr. Zenón Cano, quien además de ser un profesor brillante, se tomó el tiempo para escucharme y fue determinante para alcanzar esta meta.

Al Área de Educación y Difusión del Jardín Botánico del IB-UNAM, porque me brindó la oportunidad de formar parte de este gran equipo y compartir experiencias muy gratificantes. A Linda Balcázar, por su cariño y el impulso a seguir. A Óscar Jiménez, por su apoyo incondicional, le estaré siempre agradecida

A mis compañeras de campo, Andy, Gaby y Val, porque sin ustedes los muestreos y post muestreos no hubieran sido divertidos.

A todos los que hicieron que mi paso por la facultad se convirtiera en una increíble experiencia. Especialmente a Sarai por alimentarme y a Lina por esas aventuras y risas eternas.

A dos maravillosas personas que estuvieron conmigo desde el inicio de la carrera y que hasta el día de hoy siguen dándome alegrías que me llenan el alma. Mis changos, Fer y Nicky.

A mis cómplices de risas, porque estando juntos los momentos maravillosos y las carcajadas nunca faltaron. Porque aún lejos, la amistad persiste: Wens y Beto.

A mis amigas que llevo en el corazón desde hace ya varios años, porque no dejaron de apoyarme y me brindaron su cariño, el cual es completamente correspondido: Noemí, Abril, Karla y Pris.

A todas las personas con las que pasé momentos inolvidables durante mi estancia en el museo *Universum*. De todas aprendí, a todas las recordaré.

Al hombre más increíble, amoroso, inteligente y amable que comparte la vida conmigo. Gracias, mi amor, por apoyarme, confiar en mí y tenerme paciencia, especialmente, durante los momentos más estresantes que la tesis me dio. Porque eres mi admiración. Te amo, Bruno.

A mi maravillosa familia, porque aunque casi dejan de creer en mí, nunca me negaron su apoyo. Porque a su manera me demuestran su amor. Adriana, precisamente sabes que te molesto porque te quiero. Cris, te ganaste un agradecimiento especial por ayudarme una vez con mis datos, te lo prometí. A mis padres, les agradezco todo el esfuerzo que han hecho por mí. Son mi mayor inspiración. Los amo.

## Contenido

RESUMEN .....	8
I. INTRODUCCIÓN .....	9
1.1 Plantas parásitas .....	9
1.2 Muérdagos .....	10
1.3.1 <i>Ciclo de vida de los muérdagos enanos</i> .....	13
1.4 Fenología .....	17
1.5 Justificación .....	19
1.7 Objetivos e hipótesis .....	21
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
2.1 Especies de estudio .....	22
2.2 Zona de estudio.....	25
2.3 Muestreo .....	27
2.3.1 <i>Fenología</i> .....	27
2.3.2 <i>Establecimiento de semillas</i> .....	28
III. RESULTADOS .....	30
3.1 Fenogramas.....	30
3.2 Establecimiento de semillas .....	37
IV. DISCUSIÓN.....	41
4.1 Fenología .....	41
4.2 Establecimiento.....	48
V. CONCLUSIONES.....	56



## RESUMEN

Las plantas parásitas dependen de una planta hospedera, de la cual obtienen minerales, nutrientes y agua. Los muérdagos enanos son arbustos hemiparásitos de los bosques de coníferas; específicamente *Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum* presentan la mayor distribución en los bosques mexicanos afectando negativamente el crecimiento y el desempeño de la planta hospedera. Estas dos especies presentan una preferencia hacia *Pinus hartwegii* y dentro del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl (PNIP) incluso se les encuentra coexistiendo sobre un mismo individuo. Para determinar el patrón de fenología que presentan estas dos especies de muérdago enano simpátricas, *Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum*, ambas parásitos de *Pinus hartwegii* en la región de Zoquiapan, dentro del PNIP, se seleccionaron 50 árboles a los que se les dio un seguimiento mensual durante un año (abril 2015 a abril 2016) para establecer la ocurrencia de las fases fenológicas. Se observó una predominancia de la fase vegetativa, seguida de la fase de fructificación y por último, la de floración. Para ambas especies, la floración tuvo una amplitud mayor a la reportada para otros muérdagos y se encontró una relación entre esta fase y una mayor exposición a la radiación solar. El pico de floración fue en marzo para *A. globosum* y en mayo para *A. vaginatum*. La fase de fructificación se desarrolló con una humedad de 80-90% y la dispersión de semillas comenzó en julio con una temperatura de 9.4°C. Las semillas germinaron aproximadamente a los 103 días en el caso de *A. globosum* y alrededor de los 83 días para *A. vaginatum*. Se registraron 20 y 13 individuos muertos, así como 25 y 39 nuevos reclutamientos para *A. globosum* y *A. vaginatum*, respectivamente. Se encontró que el nivel de infestación está correlacionado directamente con un aumento en el diámetro a la altura del pecho. Durante el

experimento de establecimiento se presentaron bajos porcentajes de germinación para ambas especies debidos posiblemente a la pérdida de viabilidad por infección fúngica; 2.64% de las semillas de *A. globosum* germinaron en el micrositio apical cubierto por acículas y 0.38% de semillas de *A. vaginatum* germinaron sin mostrar preferencia por algún micrositio. Ninguna semilla logró establecerse exitosamente.

## I. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Plantas parásitas

Más de 4,000 especies de plantas superiores son conocidas por tener un modo de vida parásito, lo que equivale aproximadamente al 1% de todas las angiospermas (Norton y Carpenter, 1998). Una planta parásita es definida como aquella que penetra los tejidos vivos de otra planta (la hospedera) con el fin de obtener algunos o, en muchos casos, todos los recursos que necesita para su desarrollo (Henning-Heide, 2008).

Hay distintos criterios de clasificación para los diferentes tipos de plantas parásitas. Se considera, por ejemplo, qué parte del hospedero es atacada (raíz o tallos aéreos). Otro enfoque considera la cantidad de nutrientes que la planta parásita requiere obtener de su hospedero para sobrevivir en función de la presencia o ausencia de clorofila en sus tejidos; en este sentido, las que son plantas fotosintéticamente activas se denominan hemiparásitas y las que dependen totalmente de su hospedero para obtener fotosintatos reciben el nombre de holoparásitas (Musselman y Press, 1995).

Para obtener los nutrientes de su hospedero, las plantas parásitas presentan diversos mecanismos, como el desarrollo de haustorios que funcionan como puentes fisiológicos y morfológicos que penetran el tejido vascular de la planta hospedera y absorben agua, minerales, nutrientes orgánicos y/o solutos inorgánicos (Musselman y Press, 1995; Agrios, 2005; Henning-Heide, 2008).

La importancia de las plantas parásitas radica, en gran medida, en el impacto que tienen en las comunidades que habitan, ya que el efecto puede ser positivo al incrementar la diversidad de asociaciones bióticas y el ciclaje de nutrientes (Watson, 2001; Chávez-Salcedo, 2013), o negativo por las pérdidas económicas que ocasionan en el sector forestal (Hawksworth y Wiens, 1996; Geils *et al.*, 2002).

Las angiospermas parásitas presentan diversas formas de vida, pueden ser arbustivas (por ej., Viscaceae y Loranthaceae), enredaderas (Convolvulaceae) o herbáceas (Scrophulariaceae y Orobanchaceae) (Musselman y Press, 1995). Todas estas especies se encuentran distribuidas en 265 géneros de 22 familias (Nickrent *et al.*, 1998), entre las que destacan, por su amplia distribución e importancia económica: Loranthaceae (muérdagos verdaderos), Viscaceae (muérdagos enanos), Santalaceae (que incluye al sándalo) y Scrophulariaceae (Manion, 1991).

## **1.2 Muérdagos**

Los muérdagos son un grupo polifilético de plantas parásitas que incluye especies de cinco familias (Santalaceae, Misodendraceae, Eremolepidaceae, Loranthaceae y Viscaceae) dentro del orden Santalales (Watson, 2001; Mathiasen, 2008). Son plantas hemiparásitas

que presentan semillas cubiertas por una capa pegajosa denominada viscina, misma que le facilita la adhesión al hospedero (Geils *et al.*, 2002). Los muérdagos tienen baja supervivencia anual ya que algunas especies son sensibles a las nevadas y al fuego; además, sus semillas requieren altos niveles de luz durante su germinación, establecimiento y subsecuente maduración (Watson, 2001). A pesar de ello, se desarrollan bajo el dosel de los árboles que frecuentemente son sitios sombreados (Mellado y Zamora, 2014).

A los muérdagos del género *Arceuthobium*, dentro de la familia Viscaceae, se les conoce como muérdagos enanos por ser arbustos de pequeño tamaño (entre 20-50 cm) con tallos reducidos y quebradizos, y con hojas escumiformes (Hawksworth y Wiens, 1996). Presentan frutos con dispersión balística que le permite a las semillas alcanzar distancias de hasta 17 m o más, si intervienen vectores como insectos, aves o mamíferos (Hawksworth y Wiens, 1972, 1996; Cibrián *et al.*, 2007). Dentro de dicho género, se tienen registradas 42 especies distribuidas principalmente en el Hemisferio Norte del continente Americano, que parasitan a diversos representantes de las familias Pinaceae y Cupressaceae (Hawksworth y Wiens, 1996; Cibrián *et al.*, 2007). En México se encuentran distribuidos en los bosques de coníferas, en un área forestal superior al 10% a nivel nacional, afectando mayormente a los estados de Zacatecas (24%), Durango (15%), Jalisco (12%), Nayarit (10%), Sinaloa (10%), Sonora (9%), Chihuahua (8%) y Baja California (7%), implicando pérdidas económicas considerables a la industria forestal (Caballero-Deloya, 1968; Hawksworth y Wiens, 1996; Geils *et al.*, 2002; Geils y Vázquez, 2002).

La incidencia de las poblaciones de muérdagos enanos parece estar afectada por diversos factores bióticos como la densidad de individuos hospederos y no hospederos así como la comunidad biótica (Hernández-Sánchez, 2012; Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2013). La madurez del bosque también resulta ser un factor que influye en su distribución, ya que la mayor incidencia de muérdagos se registra en árboles que tienen mayor altura, edad y diámetro a la altura del pecho (Hawksworth y Wiens, 1996; Hernández-Benítez, *et al.*, 2006). De igual manera, se ha observado que presentan cierta preferencia por algunos micrositios dentro de sus hospederos (Hawksworth y Wiens, 1996; Watson, 2001; Mellado y Zamora, 2014). Los micrositios o microhábitats son concebidos como áreas reducidas que mantienen las condiciones y características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia y reproducción de una especie en un espacio y tiempo dado (Hall *et al.*, 1997).

Entre los factores abióticos que afectan de manera significativa la incidencia de los muérdagos, se han reportado la pendiente, la altitud, la topografía y el clima (Rodríguez, 1986; Hawksworth y Wiens, 1996; Hernández-Sánchez, 2012; Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2013). Por ejemplo, las bajas temperaturas pueden afectar la viabilidad del polen, de los frutos e incluso incidir directamente sobre el crecimiento de las plantas, por lo que se considera un factor ambiental importante que limita la productividad y la distribución de las especies (Sakai y Larcher, 1987; Hawksworth y Wiens, 1996; Brandt *et al.*, 2004).

Cuando una especie de *Arceuthobium* se encuentra presente en un área, ésta raramente podrá ser infestada por otra especie del mismo género (Hawksworth y Wiens, 1996); sin embargo, la presencia de dos especies coexistiendo y parasitando incluso el

mismo árbol sí ocurre en algunas ocasiones. Este es el caso de *A. vaginatum* y *A. globosum* en el centro de México (Queijeiro-Bolaños, 2007; Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2011, 2013), y se presenta debido a que los requerimientos ecológicos necesarios para el desarrollo de estas especies son muy similares provocando así su simpatría (Hawksworth y Wiens, 1996). En estos casos, la coexistencia de dos especies parásitas compartiendo una especie de hospedero ocurre solamente cuando existe una diferenciación de nichos entre los organismos parásitos (Hatcher y Dunn, 2011; Queijeiro-Bolaños, 2015). El estudio de la simpatría en estas especies, muestra una distribución diferencial en los pinos infectados cuando ambas especies se establecen sobre un mismo individuo, encontrándose *A. vaginatum* a menor altura de los árboles que *A. globosum* (Queijeiro-Bolaños, 2007).

*1.3.1 Ciclo de vida de los muérdagos enanos.* Comprende cuatro etapas: dispersión, establecimiento, incubación y reproducción (Figura 1). La dispersión comienza cuando el fruto maduro alcanza su máxima turgencia y descarga su semilla de forma balística. El establecimiento incluye el tiempo en el que la semilla llega a un lugar seguro para germinar y comienza la elongación de la radícula y la formación del apresorio para iniciar la relación parasitaria con su hospedero. Después de esto, durante el tiempo de incubación (pueden ser varios años, dependiendo de la especie) ocurre el desarrollo del sistema endofítico para lograr una infección exitosa. Finalmente en la época reproductiva, se producen los tallos aéreos que formarán flores y posteriormente frutos (Watson, 2001; Geils *et al.*, 2002; Hawksworth *et al.*, 2002). A continuación se detallan estas etapas.

*Dispersión.* La probabilidad de que las semillas dispersadas por los muérdagos sean interceptadas por los árboles varía de acuerdo a las características físicas y químicas del

hospedero, así como a la posición, ya sea en el interior de las ramas o en la zona apical de éstas, en la que se establezca el muérdago (Hawksworth y Wiens, 1972; Mellado y Zamora, 2014). También es importante considerar la vulnerabilidad de las semillas ante organismos como los hongos, los cuales pueden representar un gran riesgo para su supervivencia, ya que en sitios con mucha humedad, la alta inviabilidad de las semillas se le atribuye a las infecciones por hongos (Smith y Wass, 1979; Brandt *et al.*, 2005; Robinson y Geils, 2006).

Las semillas interceptadas usualmente se quedan en las acículas de las coníferas (Hawksworth y Wiens, 1996; Brandt, 2006), que son sitios seguros contra los depredadores y la desecación (Mellado y Zamora, 2014), hasta que la primera lluvia moja su recubrimiento pegajoso de viscina y, por efecto de la gravedad, descienden a la base de las acículas y se adhieren a su superficie, donde se inicia el proceso de germinación (Hawksworth y Wiens, 1996; Brandt, 2006). Es en estos sitios (ramas y tallos aéreos) donde se ha reportado un mayor porcentaje de establecimiento, comparado con otros sitios del hospedero, por ejemplo el tronco (Smith y Wass, 1979; Mellado y Zamora, 2014).

*Establecimiento:* Los sitios seguros para que ocurra el establecimiento de los muérdagos están limitados no solamente por la disponibilidad de hospederos adecuados en un cierto lugar, sino por una compleja relación entre los factores bióticos y abióticos que interactúan con estos hospederos (Mellado y Zamora, 2014).

Dependiendo de la especie, el proceso de establecimiento (que involucra tanto la germinación de las semillas como el desarrollo del apresorio que le permitirá penetrar a su hospedero) puede ser influenciado por la temperatura, la humedad y la cantidad de luz

disponible (Hawksworth y Wiens, 1996; Deeks *et al.* 2001; Brandt *et al.* 2005 y Mathiasen *et al.*, 2008).

*Incubación:* A partir de la conexión del sistema vascular y el desarrollo del sistema endofítico (por medio de la formación del haustorio) comienza el flujo unidireccional de recursos y nutrientes del hospedero a la planta huésped (Brandt *et al.*, 2005). Cuando esto ocurre, el hospedero adquiere un aspecto de hinchamiento en la superficie alrededor del tejido infectado. Esta condición se denomina hipertrofia (Musselman y Press, 1995). Un desarrollo haustorial completo y exitoso puede incluir diferenciación de las conexiones celulares dentro del tejido vascular del hospedero (Musselman y Press, 1995). El periodo de incubación, dependiendo de las especies, puede tener una duración de 2 a 5 años (Baranyay *et al.*, 1971).

*Reproducción:* Los tallos generalmente emergen al segundo o tercer año después de que transcurre el periodo de incubación y no viven más de siete años; casi siempre este promedio de vida es de dos o tres años. En algunas especies como *Arceuthobium verticilliflorum*, se ha reportado que los tallos mueren al término de la floración o la dispersión de semillas y son reemplazados por nuevos brotes que emergen en el mismo sitio (Hawksworth y Wiens, 1965).

Después de un periodo de uno o dos años después de la aparición de los brotes, al ser plantas dioicas, cada sexo produce por separado flores estaminadas o pistiladas (Hawksworth y Wiens, 1965). Se considera que existe sincronía entre la apertura floral de las flores femeninas y masculinas. La estructura floral femenina presenta una coloración verdosa-amarillenta similar a la de los tallos, contrario a lo que sucede en las flores



estaminadas, las cuales presentan una coloración amarillo brillante cuando las anteras quedan expuestas, facilitando así su visualización (Hawksworth y Wiens, 1965; Gutiérrez y Reséndiz, 1994).

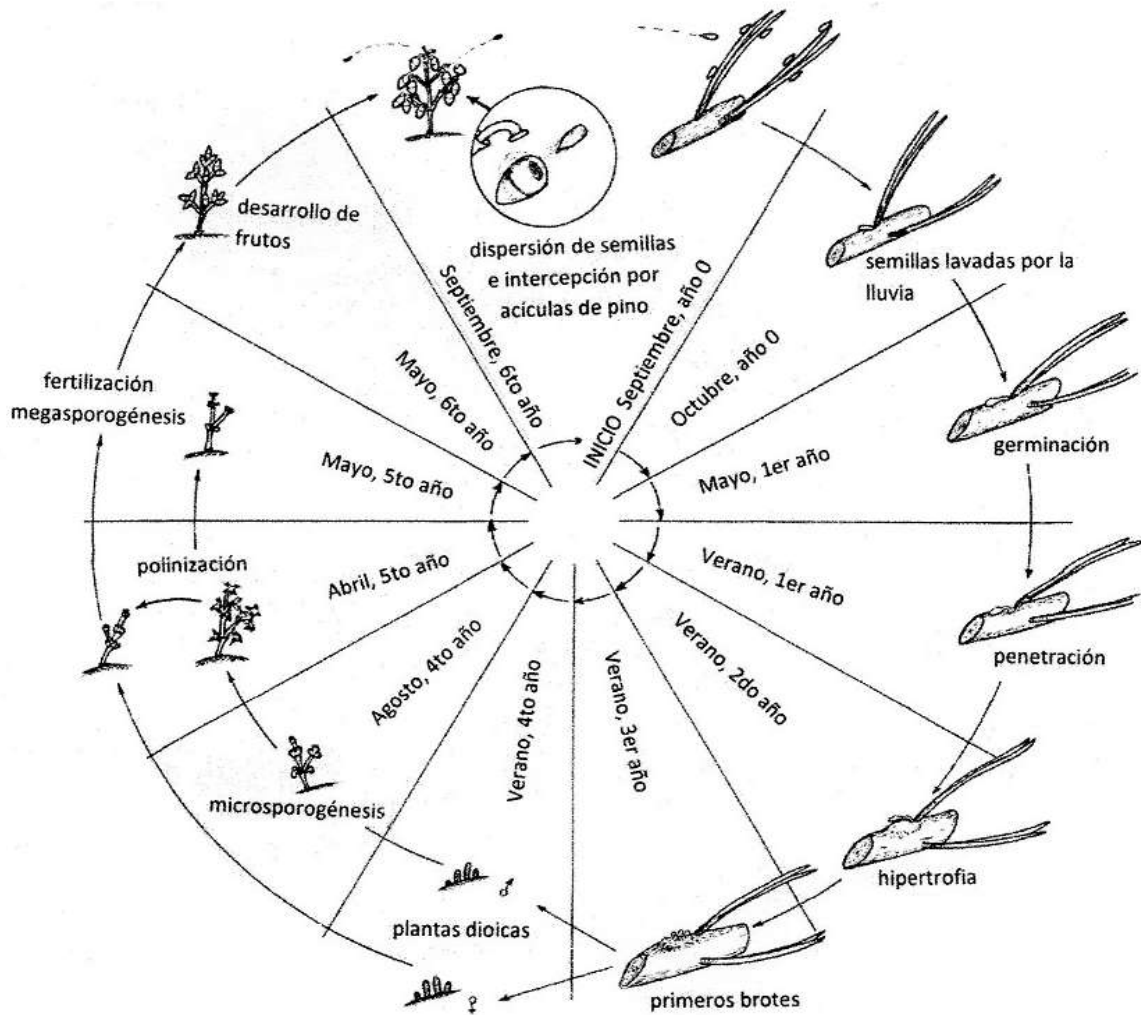


Figura 1. Ciclo de vida general del muérdago enano basado en inoculaciones de *Arceuthobium americanum* sobre *Pinus contorta* var. *latifolia* (Hawksworth y Wiens, 1996; Brandt, 2006).

## 1.4 Fenología

La fenología es la descripción de los eventos estacionales de las comunidades bióticas influenciados por el ambiente (Schwartz, 2003). Su estudio es de suma importancia para conocer la biología de la reproducción de las especies y su respuesta a las condiciones predominantes (Gutiérrez y Reséndiz, 1994), ya que proporciona información sobre la disponibilidad de recursos a lo largo del año y la importancia de los factores bióticos y abióticos sobre la sucesión de eventos estacionales en el ciclo de vida de un organismo (Schwartz, 2003). Además, sienta las bases para comprender las interacciones y la dinámica de las poblaciones vegetales (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008), debido a que se genera un patrón de cambio estacional en la estructura y composición de éstas (Valverde *et al.*, 2005). Se ha determinado que, dentro de la historia de vida de los individuos, la fenología podría estar sujeta a una fuerte selección y así fungir como una estrategia reproductiva que promueve la aptitud (Kudo, 2006).

En la mayoría de los estudios fenológicos, las características morfológicas o anatómicas son tomadas como base para determinar los lapsos en los que ocurre cada una de las fases dentro del ciclo de vida de una especie determinada. La fenología clásica consiste en subdividir el desarrollo de los taxa biológicos en secciones de procesos identificables a lo largo de un tiempo (Lieth, 1997). Estas secciones se denominan fenofases y se utilizan para examinar el desarrollo del ciclo de vida de un organismo, lo que constituye la fenodinámica de la especie (Leith, 1970). La presencia de una fenofase

es determinada principalmente por las características bióticas de las especies vegetales y del clima local (Lieth, 1997).

En los ambientes templados la secuencia anual de fenofases de las plantas está claramente relacionada con la estacionalidad del clima, principalmente con la variación de la temperatura y el fotoperiodo (Martí *et al.*, 2004). Lo anterior sugiere que las fenofases ocurren en el transcurso de un año, a lo largo del cual cada individuo muestra un patrón fenológico suficientemente adaptado a las condiciones ambientales que aseguren su supervivencia (Martí *et al.*, 2004; García *et al.*, 2013).

En los diversos trabajos fenológicos, las fenofases más estudiadas corresponden a los periodos de floración y fructificación. Dichas fases son influenciadas principalmente por factores ambientales como la precipitación, temperatura, humedad relativa y el fotoperiodo (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008).

En el caso particular de los muérdagos, se ha observado que la temperatura, la incidencia de luz solar y el fotoperiodo son los factores ambientales que disparan el evento de floración y una vez iniciado este proceso, la precipitación y la humedad también juegan un papel relevante, pues determinan la disponibilidad de agua en el suelo para el consecuente desarrollo de las flores (Bazzaz *et al.*, 1979; Rathcke y Lacey, 1985; Bullock *et al.*, 1990; Loomis y Connor, 1992; Gutierrez y Reséndiz, 1994; Rivera y Borchert, 2001; Robinson y Geils, 2006; Damián-Domínguez, 2010).

El periodo de fructificación de los muérdagos se ve favorecido principalmente por un incremento en la humedad ambiental, la cual permite que los frutos maduren y

alcancen su máxima turgencia; mientras que para que ocurra la dispersión de semillas además de la disponibilidad de humedad, es necesario un aumento en la temperatura del sitio para lograr que estos frutos se abran (Baranyay y Smith, 1974; Hudler y French, 1976; Escudero y Cibrián, 1985; Van Schaik *et al.*, 1993; Gutiérrez y Reséndiz, 1994; Hawksworth y Wiens, 1996; Ragusa-Netto y Silva, 2007).

En especies que se encuentran coexistiendo (como es el caso de *A. vaginatum* y *A. globosum* en el centro de México) se ha observado que la facilitación juega un papel tan relevante como la competencia en la estructuración de las comunidades vegetales (Bruno *et al.*, 2003; Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2017). Sin embargo, la intensidad de ambas interacciones varía a lo largo de gradientes de recursos, de forma que la interacción entre las especies va a depender de las condiciones abióticas y bióticas del ambiente (Bertness y Callaway, 1994) y se podría observar mediante el estudio de sus patrones fenológicos y estrategias reproductivas (Baruch *et al.*, 1989).

## **1.5 Justificación**

Aunque existe información sobre la fenología de *A. globosum* y *A. vaginatum* en la región central de México (Escudero y Cibrián, 1985; Gutiérrez y Reséndiz, 1994; Hawksworth y Wiens, 1996), se desconocen los periodos y la duración de las fenofases cuando existe superposición de la distribución de las dos especies en la misma zona, donde incluso se encuentran parasitando un mismo hospedero. Esto es importante debido a que se tiene registro de que existe separación temporal de los periodos de floración y fructificación en especies que coexisten como una estrategia para disminuir la competencia cuando las

necesidades ecológicas de ambas plantas son similares (Zamora *et al.*, 2004). Adicionalmente, dado que los patrones fenológicos pueden variar dependiendo de la localidad y las condiciones ambientales que presente un sitio, resulta interesante conocer en la región de Zoquiapan (con condiciones climáticas extremas a más de 3400 m s.n.m.) cómo es la fenología de estas especies, que además de presentar una amplia distribución en los bosques mexicanos, son de gran importancia como parásitos forestales (Cibrián *et al.*, 2007; Madrigal *et al.*, 2007).

El presente estudio contribuye al conocimiento de la biología de estas dos especies y de su parasitismo sobre uno de sus principales hospederos, *Pinus hartwegii*. Su comprensión podría conducir al desarrollo de estudios posteriores sobre métodos de manejo y control de las poblaciones de estos parásitos que, como ya se dijo, son considerados como importantes plagas forestales y se prevé que sus efectos podrían ser mayores como respuesta al cambio climático (Ayres y Lombardero, 2000; Boland *et al.*, 2004). Sin embargo, es importante resaltar que el muérdago enano no puede ser erradicado totalmente, ya que forma parte integral de los bosques templados (Vázquez *et al.*, 2006). La planeación de algún método de control requiere del previo conocimiento de su fenología y comportamiento, a fin de determinar los momentos críticos de su desarrollo para poder aplicar la estrategia de control más adecuada (Gutiérrez y Reséndiz, 1994); ya que, por lo regular el manejo de estas plantas hemiparásitas consiste únicamente en medidas de control silvícola y químico (Vázquez *et al.*, 2006; Cibrián *et al.*, 2007; CONAFOR, 2010).

## 1.7 Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este trabajo es conocer el patrón fenológico de dos especies simpátricas de muérdago enano, *Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum*, parásitos de *Pinus hartwegii* en la región de Zoquiapan, Estado de México. A partir de lo anterior, se derivan los siguientes objetivos particulares: i) determinar el periodo de ocurrencia de las fases fenológicas (fase vegetativa, floración, fructificación y dispersión de semillas); ii) conocer bajo qué condiciones ambientales se presentan estas fases; iii) conocer el número de individuos que se reclutan o mueren durante el seguimiento fenológico; y iv) determinar el porcentaje de establecimiento de las semillas después de la fase de dispersión.

Dado que las condiciones ambientales afectan directamente el desarrollo de las fases fenológicas, se espera que la floración, fructificación y dispersión de las semillas se relacionen directa y principalmente con la temperatura y la humedad. Específicamente, se espera que la floración ocurra en los meses con mayor temperatura, debido a que esta fase está relacionada con dicho factor ambiental y con una mayor exposición a la radiación solar (Bazzaz *et al.*, 1979; Bullock *et al.*, 1990; Gutiérrez y Reséndiz, 1994; Rivera y Borchert, 2001). Por otro lado, se espera que el periodo de fructificación esté relacionado con un aumento en la humedad ambiental, ya que la acumulación de agua en los tejidos del fruto se considera un factor determinante en su maduración (Escudero y Cibrián, 1985; Van Schaik *et al.*, 1993; Gutiérrez y Reséndiz, 1994; Hawksworth y Wiens, 1996; Ragusa-Netto y Silva, 2007). Para que ocurra la dispersión de semillas se requerirá, además de un porcentaje alto de humedad ambiental, un incremento en la temperatura

del sitio (Baranyay y Smith, 1974; Hudler y French, 1976; Escudero y Cibrián, 1985; Van Schaik *et al.*, 1993; Gutiérrez y Reséndiz, 1994).

Por último, se esperan porcentajes bajos de establecimiento para ambas especies de muérdago cuando parasitan a *P. hartwegii*, ya que se ha reportado que al inocular artificialmente semillas de estas especies, únicamente el 2% logra establecerse; mientras que para otras especies de muérdago como *Viscum album* subsp. *austriacum*, también se tiene registro de un porcentaje bajo de establecimiento exitoso equivalente al 3.15% (Hawksworth y Wiens, 1996; Mellado y Zamora, 2014; Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2014).

## II. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Especies de estudio

De acuerdo con Hawksworth y Wiens (1996), *Arceuthobium globosum* subsp. *grandicaule* (Hawksw. y Wiens) (Figura 2) es un arbusto de 18 a 50 cm de altura, que presenta un color amarillo verdoso, mientras que en la base de los tallos maduros es más pardo oscuro. Las ramas presentan pequeñas hojas escumiformes, generalmente flabeladas. Las flores estaminadas miden de 3.5 a 5.0 mm de largo y 3.0 a 3.5 mm de ancho, mientras que las flores pistiladas miden 1.5 mm de largo y 1.5 mm de ancho. El diámetro basal de los tallos dominantes es de 10 a 48 mm; los frutos maduros miden de 6 a 7 mm de largo por 3.5 mm de ancho y las semillas producidas son de 3 x 5 mm cada una. El periodo pre-reproductivo para esta especie es de 16 a 18 meses. Al desprenderse el fruto de la planta, la semilla puede alcanzar distancias de hasta 30 m en dirección horizontal, pero la mayoría

cae dentro de un radio de 5 m desde el punto de salida. Durante su germinación dan lugar a una radícula de color rojizo, que crece entre 1 y 4 cm de longitud. Este muérdago parasita al menos a 12 especies de pinos mexicanos, entre ellos a *P. hartwegii*. Se distribuye en los estados de Ciudad de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, México, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Presenta un intervalo de distribución altitudinal de 2450 a 4000 m s.n.m. Es el muérdago más abundante desde el centro de México hasta Guatemala y Honduras.



Figura 2. Ejemplar de *Arceuthobium globosum* subsp. *grandicaule* parasitando a *Pinus hartwegii*. Se observa crecimiento vegetativo.

Foto: E. Aldeco-Contreras. 2015

*Arceuthobium vaginatum* subsp. *vaginatum* (Willd.) por su parte y de acuerdo con Hawksworth y Wiens (1996), es un arbusto de color oscuro a negro con tallos principales de 20 a 30 cm de alto (Figura 3), usualmente presenta ramificaciones muy densas y erectas, aunque las ramas con mayor edad pueden llegar a colgar como péndulo. Sus



tallos principales alcanzan un diámetro basal de entre 5 y 20 mm. El dimorfismo sexual en estas plantas dioicas es notorio, siendo más grandes los individuos estaminados que los pistilados. Las flores estaminadas miden 1.6 mm de largo y 1.1 de ancho y la mayoría de ellas son trímeras, mientras que las flores pistiladas tienen de 2.5 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Su fruto mide 4-6 mm de largo, 2-3 mm de ancho y tiene una forma elíptica u oval. El periodo pre-reproductivo se lleva a cabo entre los 16 y 17 meses posteriores a la polinización de las flores. Este muérdago parasita a 13 especies de pinos mexicanos, siendo *P. hartwegii* uno de los principales. Se encuentra distribuido en un intervalo altitudinal de 2100 a 3900 m s.n.m., en los siguientes estados: Ciudad de México, Chihuahua, Coahuila, Durango, Hidalgo, Jalisco, México, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.



Figura 3. Ejemplar adulto de *Arceuthobium vaginatum* subsp. *vaginatum* parasitando a *Pinus hartwegii*. Se observan frutos inmaduros.

Foto: E. Aldeco-Contreras. 2015

*Pinus hartwegii* (Lindl.), de acuerdo con Martínez (1948) y Matos (1995), es una especie de hábito arbóreo que alcanza alturas de entre 15 y 30 m, perteneciente a la familia Pinaceae. Tiene una corteza gruesa, agrietada de color pardo, con ramas extendidas e irregulares con acículas agrupadas en fascículos compuestos de tres a cinco acículas. La longitud de las acículas varía de 8 a 16 cm y son de color verde claro. Los conos son de 8 a 10 cm de largo, de forma ovoide y ligeramente encorvados, de color rojizo, casi negro, con pedúnculos de no más de 10 mm, generalmente presentados en pares. Las semillas de color negro miden de 5 a 8 mm y tiene alas de 15 x 5 mm. Se distribuye en montañas y zonas que alcanzan una altitud de 2850 a 4200 m s.n.m., por lo que también se le conoce como pino de altura. Su presencia está registrada para los estados de Ciudad de México, Colima, Chiapas, Hidalgo, Jalisco, México, Morelos, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz.

## **2.2 Zona de estudio**

El seguimiento observacional de las fases fenológicas se realizó al sur del cerro Papayo (región de Zoquiapan) dentro del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl (Figura 4), que se encuentra en la parte centro-oriental del Eje Volcánico Transversal (19°18'8" norte y 98°42'10" oeste, 3420 m s.n.m.). Los experimentos de establecimiento se llevaron a cabo dentro de una parcela experimental en Río Frío (19°21'20" norte y 98°39'49" oeste, 3000 m s.n.m.), la cual colinda con el Parque Nacional (DOF, 2013).

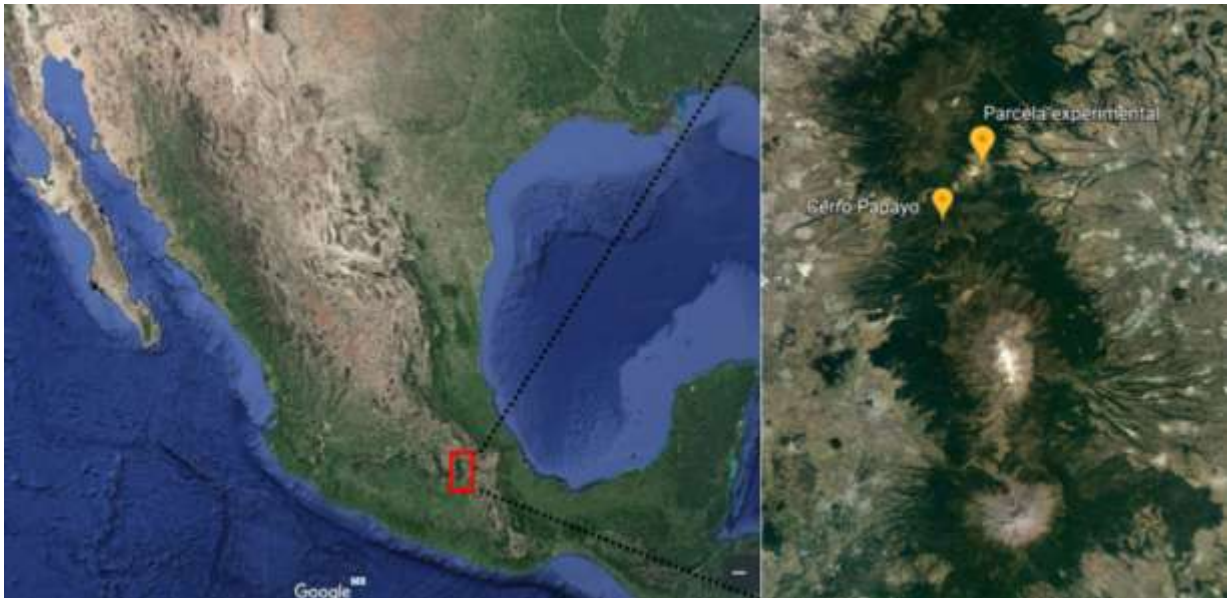


Figura 4. Ubicación de la zona de estudio. En el recuadro rojo se señala la región del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl, Estado de México.

En ambos sitios, la vegetación predominante es de bosque de coníferas, compuesto principalmente por *P. hartwegii*, aunque también se pueden encontrar otras especies de los géneros *Pinus*, *Cupressus*, *Quercus* y *Abies* (Obieta y Sarukhán, 1981). El estrato inferior está compuesto por zacatonal alpino, pastizal de alta montaña o pastizal alpino, en los que codominan *Muhlenbergia macroura*, *Festuca* sp., *Stipa* sp. y *Piptochaetium* sp. conocidas comúnmente como zacatonos, entre otras hierbas (Obieta y Sarukhán, 1981).

Domina el clima templado subhúmedo con lluvias en verano [C(w2)(w)(b')] (Obieta y Sarukhán, 1981; Rojas, 1983), con una temperatura media anual de 11.1°C y una precipitación anual de 1169 mm, con lluvias durante los meses de junio a septiembre principalmente (Obieta y Sarukhán, 1981).

La formación de suelos ocurrió, principalmente, a partir de rocas ígneas y ceniza volcánica. Los suelos incluyen Andosoles de textura franco-arenosa, que contienen gran cantidad de materia orgánica con un pH que varía entre 5.5 y 7.1. Estos suelos son profundos y no presentan una estructura definida (Obieta y Sarukhán, 1981; Rojas, 1983).

## 2.3 Muestreo

*2.3.1 Fenología.* Para determinar la fenología de *A. vaginatum* y *A. globosum*, se hizo un seguimiento observacional mensual durante un año (abril 2015-abril 2016) en 50 pinos, de los cuales 34 se encontraban parasitados por solo una de las dos especies (31 pinos con *A. globosum* y 3 con *A. vaginatum*) y 16 árboles estaban infectados por ambas especies. Al inicio se registraron 304 plantas de muérdago en los 50 árboles, de las cuales 180 correspondían a *A. globosum* y el resto (124) eran plantas de *A. vaginatum*. En cada pino se tomaron datos de diámetro a la altura del pecho (DAP, a 1.3 m de altura), presencia de una o ambas especies, así como el nivel de infestación. Se realizaron correlaciones de Spearman (una para cada especie de muérdago) para determinar la relación entre el nivel de infestación y el DAP.

Durante cada muestreo se registró la fenofase en la que se encontraba cada planta de muérdago y los cambios ocurridos en el desarrollo de *A. globosum* y *A. vaginatum*. Se reconocieron las siguientes fases, de acuerdo a Gutiérrez y Reséndiz (1994):

1. Fase vegetativa. En ella se observan sólo los tallos aéreos de las plantas.
2. Floración. Etapa que inicia en el momento en que se presentan las estructuras florales, desde las más precoces hasta la senilidad de las tardías.

3. Fructificación. Desde el momento en que se observaron frutos inmaduros hasta la culminación del desarrollo de éstos, poco antes de iniciar la dispersión de semillas.
4. Dispersión de semillas. Esta fase inició en el momento en que se encontraron pedicelos carentes de las cápsulas que contenían la semilla, hasta que se observaron los últimos frutos.

Dado que las variaciones morfológicas están íntimamente relacionadas con las condiciones ambientales, se consideró indispensable incluir en el estudio el registro de factores ambientales para conocer la respuesta de las plantas a los cambios que presentan de acuerdo a las condiciones climáticas. Para ello, con ayuda de un registrador de datos (HOBO®) se determinaron las medias mensuales de la temperatura y la humedad relativa del sitio y la ocurrencia de nevadas. Con los datos de temperatura, se realizó la suma del dato máximo y el mínimo dividido entre dos para calcular la temperatura promedio diaria y la temperatura mensual promedio. Con los datos de humedad relativa se realizó el mismo procedimiento. Se elaboraron los fenogramas para las dos especies de muérdago utilizando los datos de las fenofases, la temperatura y la humedad relativa,

Durante el seguimiento se registraron los brotes de muérdago con un tamaño mayor a los 20 cm de largo, para incluirlos en el monitoreo mensual, así como a los individuos que murieron antes de los 12 meses.

*2.3.2 Establecimiento de semillas.* Se seleccionaron al azar 28 plantas de muérdago enano que tenían frutos maduros (18 bolsas con *A. globosum* y 10 con *A. vaginatum*) y se cubrieron con bolsas de organza (25 x 30 cm) con el fin de obtener las semillas en el

momento de la dispersión (Figura 7b). Esto se realizó dentro del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl al sur del cerro Papayo.

Las semillas colectadas se dejaron secar a temperatura ambiente por 48 h y se almacenaron en seco por 5 días a 2°C y en condiciones de oscuridad. Posteriormente, se les aplicó un tratamiento para rehidratar la capa de viscina que las rodea, el cual consistió en sumergir las semillas en agua oxigenada al 3% durante 30 min. Posteriormente, se enjuagaron tres veces con agua destilada. Se colocaron en cajas de Petri con papel filtro y se incubaron a 4°C por 4 días en total oscuridad (Queijeiro-Bolaños, datos no pub.).

En la parcela experimental ubicada en Río Frío, se seleccionaron 22 árboles que no estaban parasitados y se inocularon 11 con semillas de *A. globosum* y los otros 11 con semillas de *A. vaginatum*. A cada árbol se le registró el DAP y la altura. Posteriormente, se seleccionaron cuatro ramas de cada árbol, que se encontraban orientadas al este (con la finalidad de que recibieran la mayor cantidad de sol posible), y en cada rama se seleccionaron cuatro micrositios o posiciones (Mellado y Zamora, 2014). La primera posición se determinó como basal (B), es decir la que tiene mayor cercanía con el tronco, le sigue la posición media (M), luego la apical (A), marcada por el inicio de crecimiento de las acículas; y la apical cubierta (AC), que se encontraba bajo la protección de las acículas (Mellado y Zamora, 2014). En total se utilizaron 352 semillas: cuatro semillas por rama × cuatro ramas por árbol × 11 árboles × dos especies de muérdago. Se realizó un registro mensual de supervivencia de las semillas, de octubre de 2015 a marzo 2016.

### III. RESULTADOS

#### 3.1 Fenogramas

Durante todo el año que se realizó el seguimiento, se encontraron plantas de ambas especies que solamente presentaron tallos vegetativos (26% de *A. globosum* y 40% de *A. vaginatum*), siendo más abundantes durante noviembre, diciembre y enero (Figura 5). Durante estos meses (noviembre y diciembre), la temperatura promedio osciló entre los 7.5 y 8.5 °C, mientras que en el mes de enero disminuyó hasta los 5.2 °C, debido a que se registró una nevada (13 de enero) (Figura 8). En el caso de *A. vaginatum*, de octubre a diciembre el 100% de los individuos presentaban únicamente tallos aéreos.

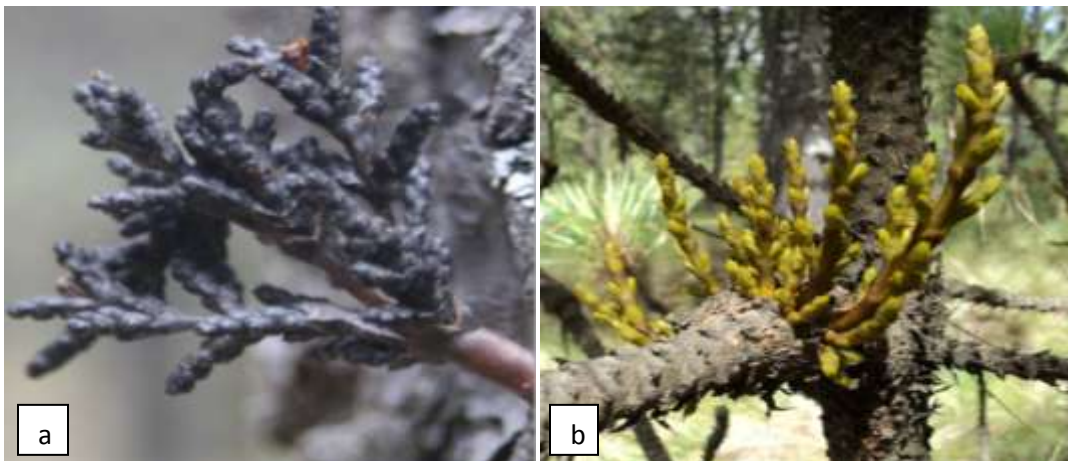


Figura 5. Observación de tallos vegetativos: a) *A. vaginatum*, b) *A. globosum*.

Durante abril y mayo de 2015 se presentó la fase de floración en ambas especies y comenzó nuevamente a finales de enero del año siguiente, en el que se extendió hasta

principios de abril. La presencia de flores de *A. vaginatum* fue más abundante durante mayo, cuando se registró una temperatura promedio de 8.3°C; mientras que el pico de floración de *A. globosum* ocurrió en marzo con una temperatura promedio de 7.6°C (Figura 8). Esta fase se logró observar con facilidad debido a que las plantas presentaban una coloración amarillenta, ocasionada por la antesis de las flores (Figura 6).

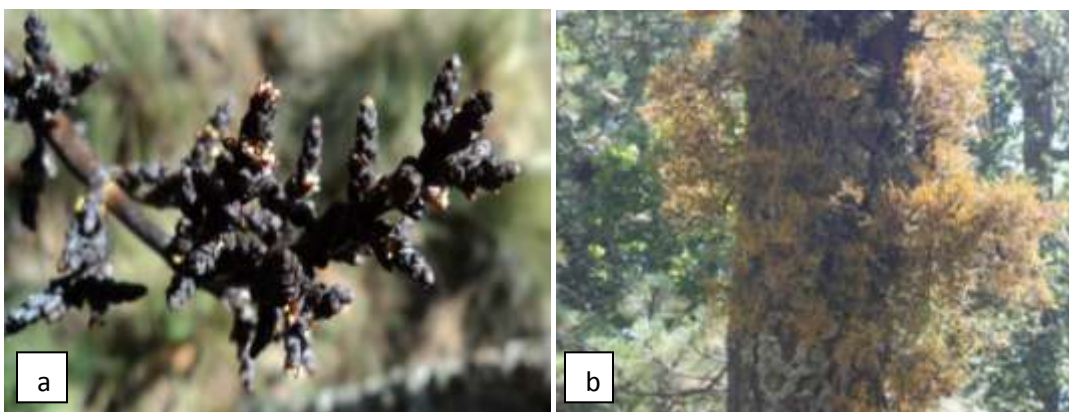


Figura 6. Plantas en etapa de floración: a) *A. vaginatum*, b) *A. globosum*.

Cuando comenzó el estudio (abril 2015), aproximadamente el 30% de las plantas de las dos especies, se encontraban en la fase de fructificación y la mayoría de los frutos presentaban un estadio de desarrollo temprano (Figura 7). Posteriormente, en junio se registró el máximo porcentaje (37%) de plantas de *A. globosum* con frutos maduros, los cuales tenían una apariencia globosa y brillante. En este mes se registró una humedad promedio del 89% (Figura 9). El proceso de desarrollo de los frutos concluyó con la dispersión de las semillas, que inició a mediados de julio y culminó en octubre, cuando la humedad promedio osciló entre 80 y 90%. Durante los meses siguientes se observaron plantas con frutos inmaduros que probablemente terminarían su desarrollo después de un



periodo aproximado de 16 meses. En el caso de *A. vaginatum* la fase de fructificación ocurrió desde abril hasta mediados de septiembre y coincidió con valores de humedad altos (80-90%), mientras que la dispersión de semillas también inició a mediados del mes de julio con una temperatura de 9.45°C y culminó a mediados de septiembre (Figura 8). En esta especie no hubo registro de la permanencia de frutos inmaduros en las plantas después de que ocurrió la etapa de dispersión.



Figura 7. Plantas en etapa de fructificación: a) *A. vaginatum*, b) frutos de *A. globosum* cubiertos con bolsa de organza para colecta de semillas.

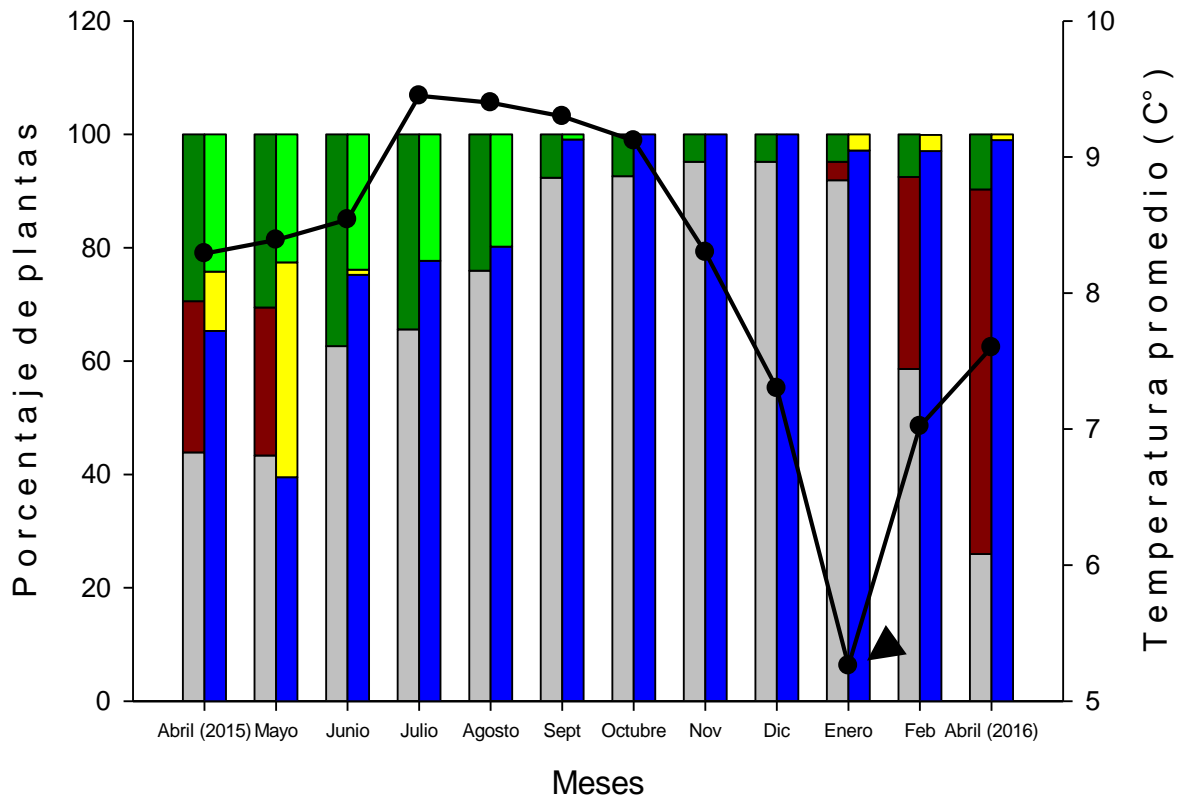


Figura 8. Temperatura mensual promedio (C°) vs porcentaje de plantas de *A. globosum*: fase vegetativa (gris), floración (marrón), fructificación (verde pálido); y porcentaje de plantas de *A. vaginatum*: fase vegetativa (azul), floración (amarillo), fructificación (verde brillante). La flecha en el mes de enero indica una nevada.

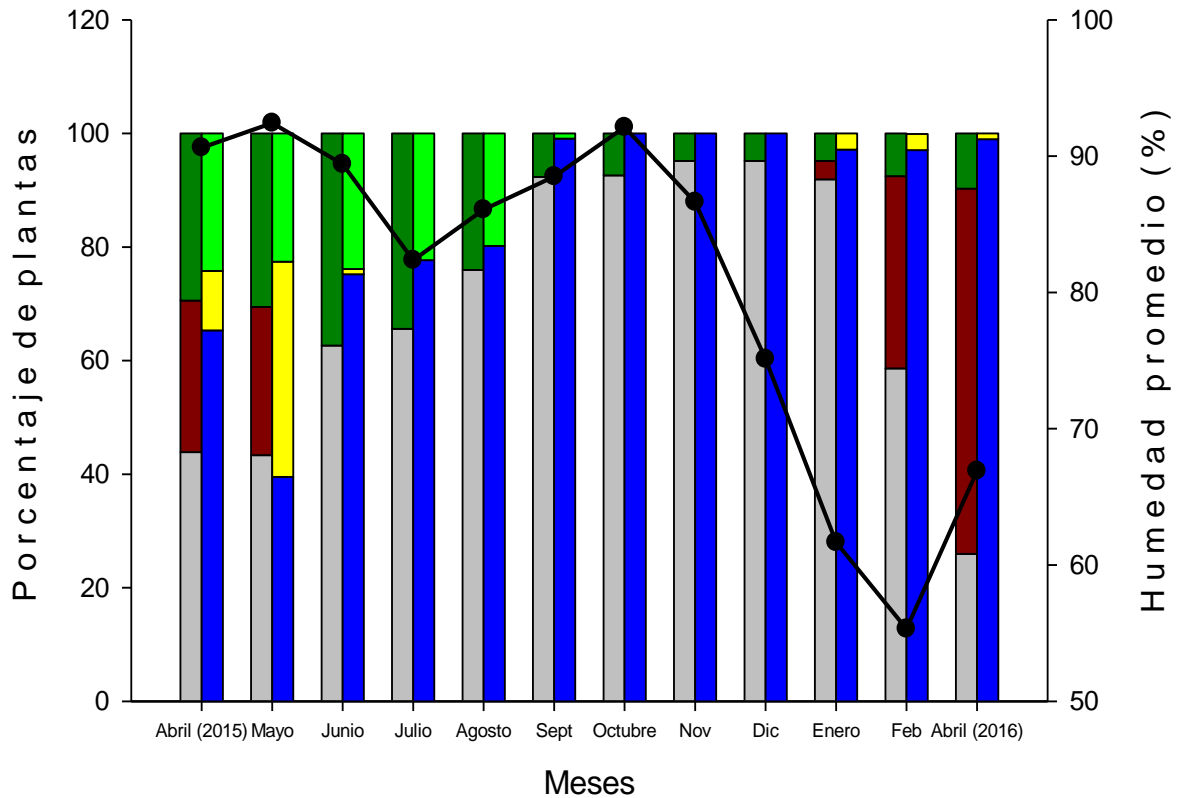


Figura 9. Humedad promedio (C°) vs porcentaje de plantas de *A. globosum*: fase vegetativa (gris), floración (marrón), fructificación (verde pálido); y porcentaje de plantas de *A. vaginatum*: fase vegetativa (azul), floración (amarillo), fructificación (verde brillante).

Para *A. globosum* se registró un total de 20 muertes y enero fue el mes con la mayor mortalidad (4 individuos), mientras que el mes de octubre tuvo el mayor reclutamiento con 8 individuos nuevos, que junto con los otros meses sumaron un total de 25 (Figura 10). Para *A. vaginatum* se registraron 39 individuos muertos y 13 individuos fueron reclutados durante el año de seguimiento (Figura 11). Octubre fue el mes que obtuvo más registros tanto de individuos muertos (13) como de plantas nuevas que se integraron al estudio (12).

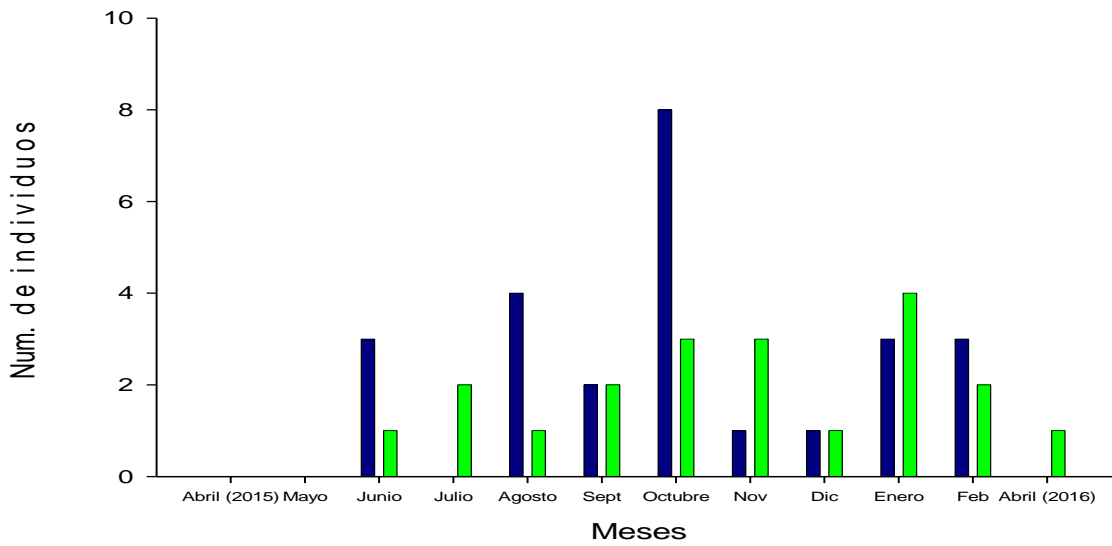


Figura 10. Individuos de *A. globosum* muertos (verde) y reclutados (azul).

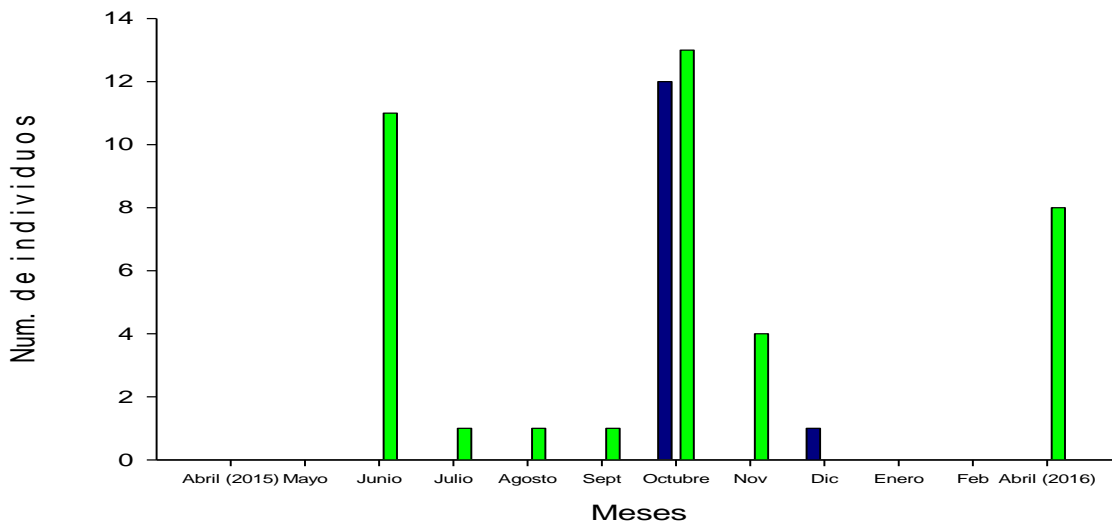


Figura 11. Individuos de *A. vaginatum* muertos (verde) y reclutados (azul).

La correlación de Spearman entre el DAP de los pinos y el nivel de infestación que presentaban los árboles por *A. globosum*, muestra una relación positiva y significativa ( $r_s=0.33$ ,  $p<0.05$ ,  $g.l.=46$ ) (Figura 12). Esto demuestra que, a mayor tamaño del árbol, el

nivel de infestación aumenta. El resultado fue similar para *A. vaginatum* (Figura 13), donde también se obtuvo una correlación significativa y positiva ( $r_s=0.47$ ,  $p<0.05$ , g.l.= 20).

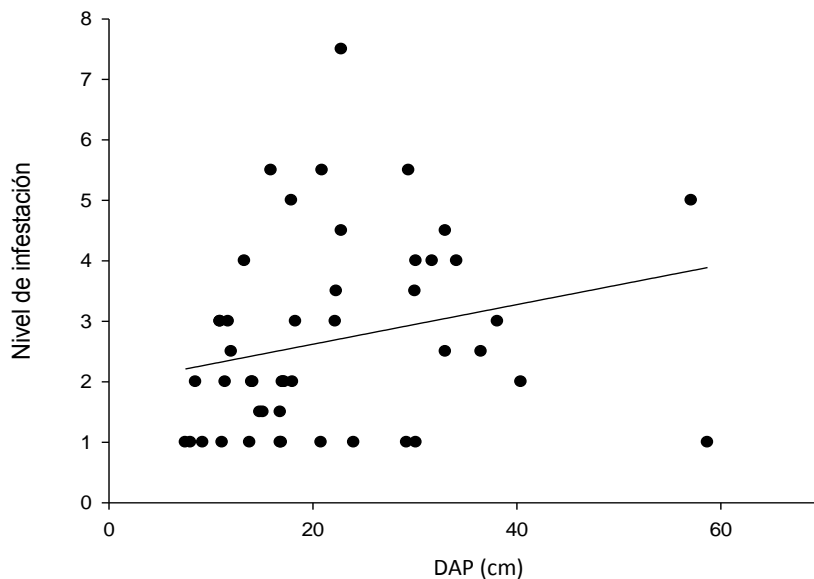


Figura 12. Correlación del DAP vs nivel de infestación por *A. globosum*:  $r_s=0.33$ ,  $p<0.05$ , g.l.=46

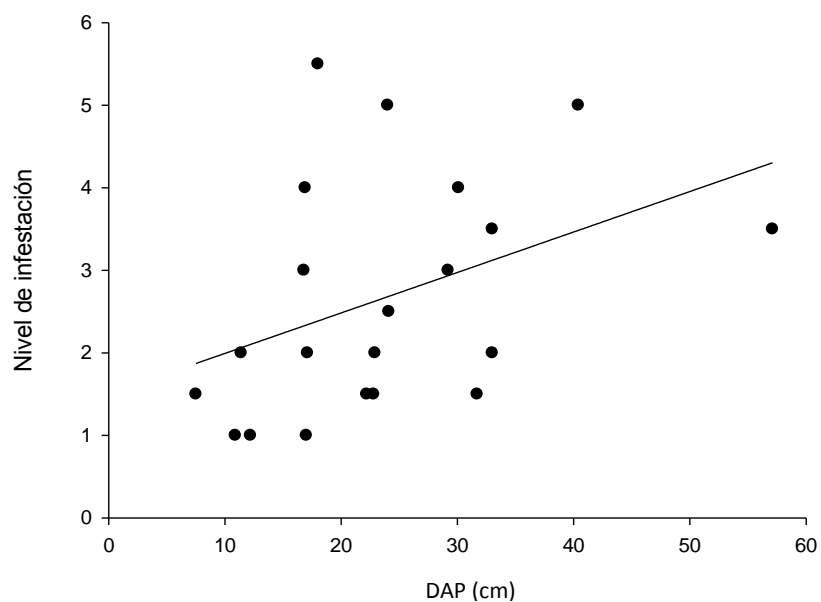


Figura 13. Correlación de DAP vs nivel de infestación por *A. vaginatum*:  $r_s=0.47$ ,  $p<0.05$ , g.l.= 20

### 3.2 Establecimiento de semillas

Durante el seguimiento del experimento de inoculación artificial, que se realizó a lo largo de 6 meses, se obtuvieron porcentajes muy altos de semillas desprendidas para ambas especies de muérdago durante los primeros tres meses. En el caso de *A. globosum* (Figura 14), durante la primera visita se registró únicamente un 61.3% de semillas vivas, mientras que el resto no lograron adherirse efectivamente al árbol. En el mes de noviembre el porcentaje de semillas que seguían viables descendió hasta ser únicamente del 22%, mientras que el 9.6% de las que seguían adheridas a las ramas se encontraron secas. Durante esta visita también se observó que el 2.2% de las semillas lograron desarrollar una radícula de color rojiza (Figura 18), la cual fue creciendo durante los meses siguientes; sin embargo, para fines de febrero estas semillas también se secaron. Estos porcentajes de desecación de semillas aumentaron durante los meses siguientes, obteniendo al final un total de 20.4% de semillas secas y el resto (79.5%) se perdieron.

Durante los meses de octubre, noviembre y diciembre, *A. vaginatum* también mostró altos porcentajes de semillas desprendidas, con 82.4% en total (Figura 15). De igual manera, las semillas que se encontraban adheridas a las ramas fueron secándose a partir de noviembre, cuando el 14.7% de las semillas ya no era viable y únicamente el 18.1% seguía teniendo la posibilidad de germinar. En el mes de octubre se observó que el 1.7% de las semillas desarrolló radícula; sin embargo, para el mes de diciembre se encontraron secas. Las observaciones culminaron cuando ya no se encontraron semillas

vivas, con un total de 17.6% de semillas secas adheridas a los árboles y el resto se perdió casi al inicio.

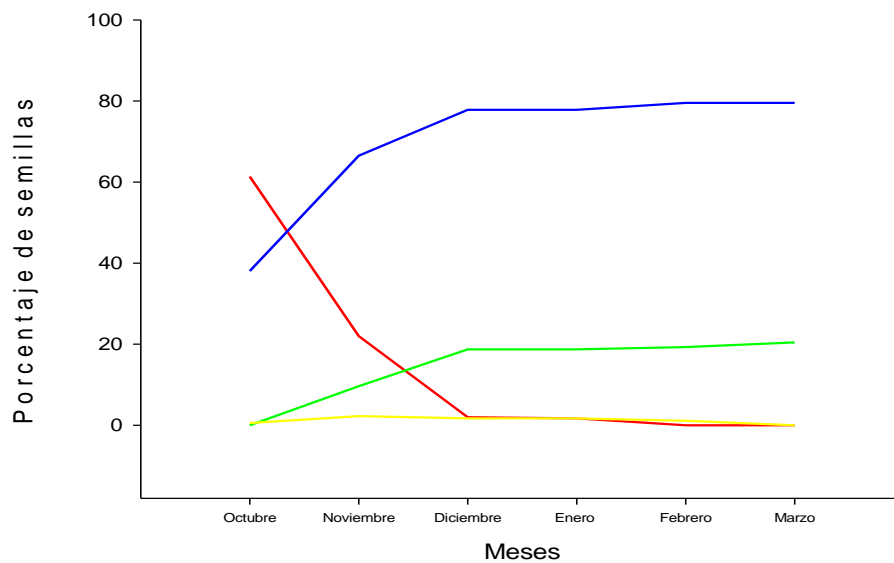


Figura 14. Supervivencia de semillas de *A. globosum*: viables (rojo), desprendidas (azul), secas (verde) y con desarrollo de radícula (amarillo). Datos de octubre de 2015 a marzo 2016.

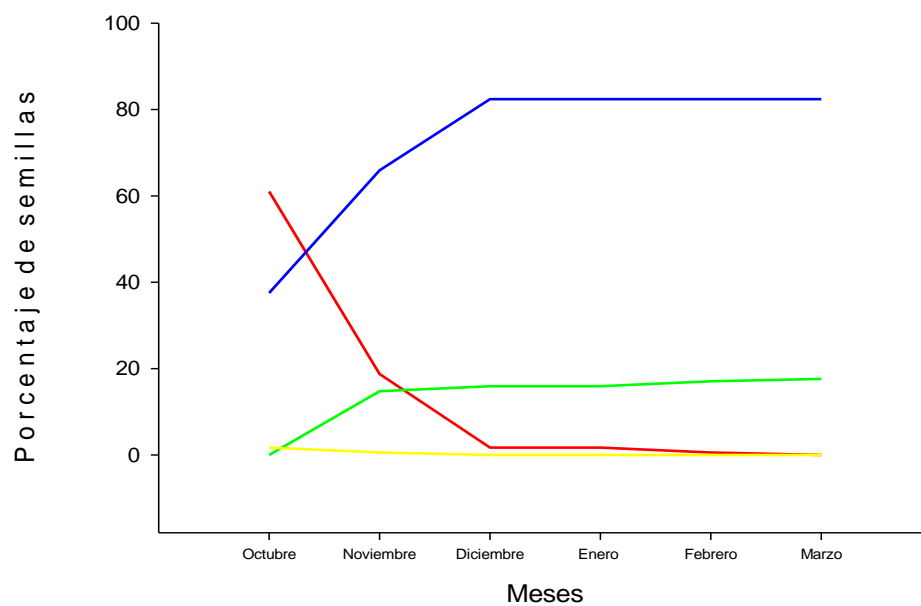


Figura 15. Supervivencia de semillas de *A. vaginatum*: viables (rojo), desprendidas (azul), secas (verde) y con desarrollo de radícula (amarillo). De octubre de 2015 a marzo 2016.

Al comparar el porcentaje de semillas que lograron germinar (es decir, que desarrollaron radícula) en los distintos micrositos de las ramas de los pinos, se encontró el mayor porcentaje de germinación (2.64%) de *A. globosum* (Figura 16), en el micrositio apical cubierto por acículas, seguido por la posición media con 1.51% y por último en el micrositio basal, que tuvo un 0.76% de semillas con radícula. En la posición apical no germinó ninguna semilla. Asimismo, los mayores porcentajes (72.7%) de semillas que se desprendieron en los sitios medio y apical, mientras que la desecación fue mayor en el sitio basal (15.9%).

Para *A. vaginatum* (Figura 17) se obtuvieron, en todos los micrositos de la rama, porcentajes de germinación muy bajos (0.38%). El mayor porcentaje de semillas desprendidas se registró en el sitio apical cubierto por acículas (76.5%), mientras que la mayoría de las semillas que se secaron (18.6%) se encontraban en la zona apical donde no había presencia de acículas.

Ninguna semilla logró completar exitosamente la etapa de establecimiento, ya que a pesar de que un porcentaje de las semillas que germinaron lograron desarrollar radícula (2.2%), pero al término del estudio, estas semillas también se secaron.



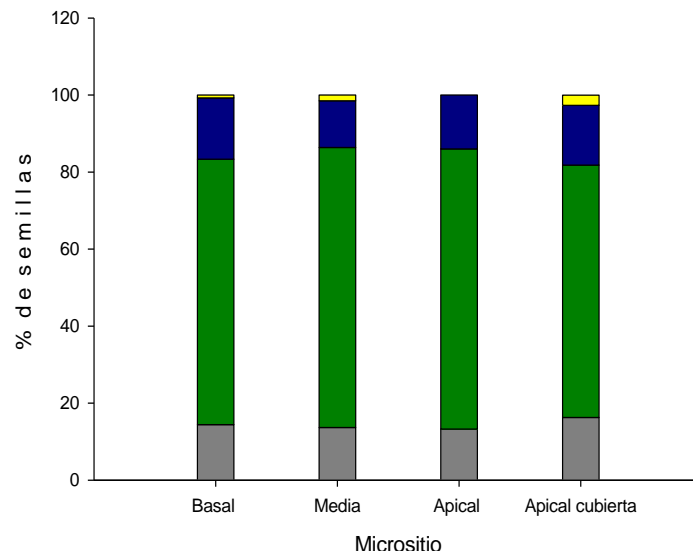


Figura 16. Porcentaje de establecimiento de *A. globosum* en distintos micrositios en las ramas de *P. hartwegii*: viables (gris), desprendidas (verde), secas (azul) y con desarrollo de radícula (amarillo).

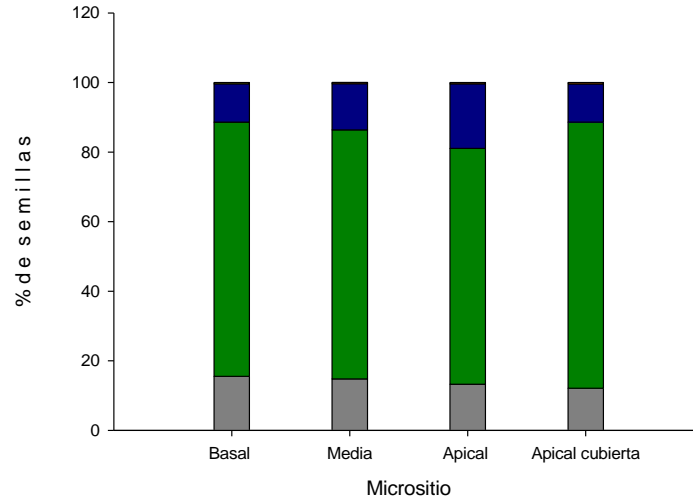


Figura 17. Porcentaje de establecimiento de *A. vaginatum* en distintos micrositios en las ramas de *P. hartwegii*: viables (gris), desprendidas (verde), secas (azul) y con desarrollo de radícula (amarillo).



Figura 18. Semilla que germinó de *A. globosum* en el micrositio apical cubierto por acículas. Se puede observar la radícula de color rojizo.

Foto: E. Aldeco-Contreras

## IV. DISCUSIÓN

### 4.1 Fenología

La fenología de ambas especies de muérdago fue representada por cuatro fenofases dentro de su ciclo de vida: estadio vegetativo, floración, fructificación y dispersión de semillas. En ambas especies predominó la fase vegetativa en la cual se observaron únicamente tallos aéreos sin la formación de estructuras reproductivas, probablemente porque las plantas aún eran jóvenes.

En especies que se encuentran en simpatría se ha registrado la separación de los periodos de floración como una estrategia para evitar la competencia por polinizadores (Godschalk, 1983); sin embargo, en las especies estudiadas no ocurre este fenómeno. Por el contrario, se observa cierta sincronización en la ocurrencia de esta fenofase en ambas especies de muérdagos, lo cual podría deberse al síndrome de polinización por anemofilia

que presentan estas plantas (Molau, 1995), el cual, a diferencia de la polinización biótica es un proceso pasivo donde la liberación, transporte y recepción del polen está determinada principalmente por factores ambientales, de los cuales los más importantes son la velocidad y dirección del viento, la precipitación y la humedad (Whitehead, 1983; Lindgren *et al.*, 1995; Tackenberg, 2003). Por lo tanto, las condiciones ideales ocurren cuando se presenta un incremento en la velocidad del viento, baja probabilidad de lluvia y por lo tanto, valores bajos de humedad (Whitehead, 1983; Sprengel, 1996). En este estudio se observó que durante el pico de floración de *A. globosum* se presentó un valor bajo de humedad relativa con respecto al resto de los meses (66.9%) y la velocidad del viento fue de 10.1 km/h (Sistema Meteorológico Nacional, 2017); mientras que para *A. vaginatum*, el pico de floración se presentó en mayo y durante este mes la humedad registró el valor más alto del año (92.43%) y la velocidad del viento fue de 10.64 km/h; sin embargo, durante agosto se presentaron vientos de hasta 14 km/h (Sistema Meteorológico Nacional, 2017). Lo anterior no coincide completamente con las condiciones ideales antes mencionadas, por lo que se podría pensar que otros factores relacionados con la biología de las plantas están interviniendo. Por ejemplo, algunos autores (Ashman y Schoen, 1996; García *et al.*, 2013) consideran a la longevidad floral como un factor determinante en este proceso y, precisamente, en estas especies la producción de flores tuvo una duración de 15 semanas en el caso de *A. globosum* y de 20 semanas para *A. vaginatum*, lo cual representa un periodo de gran amplitud comparado con lo que se reporta para otras especies de muérdagos, para las cuales el periodo de floración máximo registrado fue de 10 semanas (Rodríguez, 1983; Hawksworth y Wiens,

1996). Lo anterior podría tener beneficios para el crecimiento poblacional de estas especies, ya que un periodo más amplio de floración, comparado con el de otras especies (Rodríguez, 1983; Hawksworth y Wiens, 1996; Cibrián *et al.*, 2007), permitiría que las flores permanecieran expuestas durante más tiempo de manera que se maximizara el intercambio de polen realizado por el viento, favoreciendo así la probabilidad de reproducción (Bolmgren y Cowan, 2008; Kudo, 2006). Sin embargo, en este estudio no se consideraron los diferentes estadios de las flores, ya que su eficiencia para realizar la polinización varía de acuerdo a si es una flor joven, en preantesis o si las flores se encuentran en un estado senil (Ashman y Schoen, 1996). Por lo que se requiere de más estudios que consideren estas variables.

La fenología reproductiva está directamente relacionada con la temperatura ambiental, la incidencia de luz, el fotoperiodo, y la humedad relativa (Opler *et al.*, 1976; Bazzaz *et al.*, 1979; Bullock, 1986; Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1988; León de la Cruz *et al.*, 1996). En este sentido, se esperaba que la ocurrencia de la floración de ambas especies estuviera relacionada con un aumento en la temperatura ambiental; sin embargo, algunos autores consideran que, aunque la temperatura juega un papel importante, el factor que determina esta fenofase es la incidencia de luz solar (Bazzaz *et al.*, 1979; Bullock *et al.*, 1990; Gutiérrez y Reséndiz, 1994; Rivera y Borchert, 2001). Esto podría explicar lo observado, ya que los picos de floración que presentaron estos muérdagos ocurrieron en meses con temperaturas menores a la máxima registrada (9.4°C). En el caso de *A. globosum* la floración tuvo lugar desde finales de enero hasta mayo, con un pico máximo registrado en abril de 2016 (7.6°C), mientras que la floración

de *A. vaginatum* se presentó desde enero hasta mediados de junio, teniendo un pico máximo en mayo (7.6°C).

Sin embargo, mediante observaciones de campo se determinó que aproximadamente el 18.1% del total de las plantas se encontraban cercanas a un camino, y esta apertura del dosel probablemente les proporcionaba una mayor exposición a la radiación solar, dando como resultado que el 40% de ellas florecieran antes, durante los meses de enero y febrero. Los resultados anteriores sugieren trabajos posteriores que consideren estos factores.

Por otro lado, la producción de frutos de *A. globosum* se observó de abril a agosto y los frutos que lograron completar su maduración, dispersaron sus semillas desde la segunda semana de julio hasta concluir octubre. El resto de los frutos inmaduros, probablemente continuó su desarrollo durante los meses siguientes como lo mencionan Hawksworth y Wiens (1996). Escudero y Cibrián (1985) realizaron un estudio en la región central de México y registraron la maduración de los frutos de esta misma especie entre julio y octubre. En el caso de la dispersión de semillas, los resultados fueron similares, ya que ésta también se presentó durante la segunda semana de julio y concluyó a principios de noviembre.

El periodo de fructificación de *A. vaginatum*, ocurrió desde abril hasta septiembre; mientras que la dispersión de semillas comenzó en julio y culminó aproximadamente a mediados de septiembre. En un estudio específico de fenología de *A. vaginatum* subsp. *vaginatum* parasitando a *P. hartwegii* realizado en el Desierto de los Leones, Ciudad de

México (Gutiérrez y Reséndiz, 1994), las plantas con frutos se observaron de abril a octubre y la dispersión de semillas se inició a finales de julio y culminó en octubre. Este estudio difiere, por lo tanto, en la amplitud que tienen las fenofases de *A. vaginatum* en ambos sitios. Por ejemplo, en el caso de la dispersión de las semillas en el Desierto de los Leones, esta fase tuvo una duración de 12 semanas, lo cual, según Gutiérrez y Reséndiz (1994) es considerado como un periodo amplio, el cual efectivamente fue mayor a lo registrado en Zoquiapan (10 semanas). Sin embargo, un periodo de 10 semanas podría representar un factor favorable para el desarrollo del parasitismo en este sitio, ya que se ha observado que las especies que presentan mayores periodos de dispersión llegan a tener mayores posibilidades de colonización (Mostacedo *et al.*, 2001). En este caso podría deberse principalmente a que los hospederos se encuentran expuestos más tiempo a la lluvia de semillas (Hernández-Benítez, *et al.*, 2006).

La fructificación de *A. globosum* y *A. vaginatum* ocurrió en los meses que presentaron una humedad ambiental promedio por encima del 82%, mientras que el valor máximo fue de 92%. Un alto porcentaje de humedad permite que los frutos puedan alcanzar la turgencia necesaria en sus tejidos para poder dispersar las semillas (Hawksworth y Wiens, 1996). En el mes de julio, cuando se observó el inicio de la dispersión, se registró una disminución de la humedad ambiental, pero al mismo tiempo fue el mes en el que se registró la temperatura máxima promedio (9.45°C). Esto podría indicar que, es necesario un aumento de la temperatura ambiental para disparar dicho evento, ya que, se tiene registro de que las bajas temperaturas reducen la capacidad de los frutos de muérdago para dispersar sus semillas (Baranyay y Smith, 1974; Hudler y

French, 1976). Gutiérrez y Reséndiz (1994) mencionan que esto probablemente se debe a que un aumento de la temperatura y abundante radiación solar causa un incremento en la presión interna del fruto provocando a su vez una mayor acumulación de energía cinética resultando en la expulsión de las semillas.

Dado que los tratamientos de control para esta plaga, van desde podas en las ramas, uso de hongos como control biológico e incluso herbicidas químicos (Vázquez *et al.*, 2006; CONAFOR, 2010), se sugiere tomar en cuenta las fechas de ocurrencia de la fenofase de dispersión de semillas, principalmente, para mejorar la planeación de métodos alternativos de manejo.

Después de la etapa de dispersión, el primer reto al que se enfrentan las semillas es encontrar un hospedero y poder adherirse a él exitosamente. Aunque las semillas dispersadas pueden alcanzar distancias hasta de 30 m en dirección horizontal, la mayoría cae dentro de un radio de 5 m desde el punto de salida (Cibrián *et al.*, 2007). Hawksworth y Wiens (1972) calcularon de manera general que cerca de 40% de las semillas que dispersan los muérdagos son interceptadas por los árboles.

Se ha observado que en especies como *Arceuthobium americanum*, las semillas germinan hasta la primavera del año siguiente (Brandt, 2006); sin embargo, en este estudio se observó que tanto las semillas de *A. globosum* como las de *A. vaginatum* germinaron después de la dispersión en el otoño. En el caso de *A. globosum* la germinación ocurrió a mediados de noviembre, aproximadamente 103 días después de su dispersión. En el caso de *A. vaginatum*, aunque ya se tenía conocimiento sobre la ausencia

de un periodo prolongado de latencia (Hawksworth, 1961; Rodríguez, 1983), se desconocía cuanto tiempo requerían las semillas para germinar. Este proceso ocurrió en el mes de octubre aproximadamente 83 días después de su dispersión.

Los mecanismos de germinación y latencia de las semillas contribuyen a asegurar el desarrollo de los individuos bajo condiciones ambientales adecuadas (Bewley y Black, 1994), por ejemplo, se ha demostrado que para la especie *A. americanum*, un periodo de latencia aproximado de 110 días después de la dispersión de las semillas, representa una estrategia adaptativa al clima extremo en el que esta especie se desarrolla (Brandt, 2005). Estos mecanismos de latencia, que están relacionados con factores ambientales, podrían indicar que las plantas que producen semillas con germinación inmediata a su dispersión se encuentran en ambientes con condiciones de bajo estrés ambiental para llevar a cabo el establecimiento de las plántulas (Keeley, 1991; Probert, 1992; Figueroa *et al.*, 1996).

Por otro lado, durante octubre, se observó un mayor número de plantas muertas de *A. vaginatum*, lo cual coincide con el término de la etapa de dispersión. Gutiérrez y Reséndiz (1994) mencionan que al final del periodo de floración de *A. vaginatum*, algunos brotes estaminados mueren y caen al suelo, dejando intacto el sistema endofítico. En otras especies, como *Arceuthobium verticilliflorum*, de igual manera las porciones terminales de los tallos donde se desarrollan las flores estaminadas, son deciduas después de la antesis y algunas otras caen después de la dispersión de las semillas (Hawksworth y Wiens, 1996). Sin embargo, en *A. globosum* ocurrió lo contrario, ya que el número de plantas reclutadas fue mayor al número de individuos muertos durante el mes de octubre. Esto podría atribuirse a que durante octubre, la humedad fue mayor al 90%, lo cual podría



indicar condiciones favorables para el desarrollo de los muérdagos, ya que es bien sabido que la formación y crecimiento de los brotes aéreos se encuentra íntimamente relacionada con la disponibilidad de agua como factor causal del proceso de síntesis (Lieberman y Lieberman, 1984; Fanjul y Barradas, 1987; Lichter y Berry, 1991).

## 4.2 Establecimiento

En los experimentos de inoculación artificial se obtuvieron porcentajes de germinación muy bajos. Para *A. globosum* se obtuvo un porcentaje de germinación de 2.64% y para *A. vaginatum* fue de 0.38%; sin embargo, ninguna semilla logró completar exitosamente la fase de establecimiento. Brandt *et al.*, (2005) reportan porcentajes de germinación de 51% para *A. americanum* cuando se encuentra parasitando a *Pinus banksiana*, mientras que estos porcentajes aumentan hasta 78% cuando ésta misma especie infecta a *Pinus contorta* (Wicker, 1974); mientras que, Hudler y French (1976) obtuvieron un 6.5% de semillas germinadas de *Arceuthobium pusillum* de un total de 3200 semillas inoculadas en *Picea mariana*. Sin embargo, estos autores no reportan si todas las semillas que germinaron lograron completar la fase de establecimiento. En otras especies de muérdago, como *Phoradendron macrophyllum*, aproximadamente el 30% de las semillas que lograron germinar, murieron durante el periodo de formación del apesorio (Lichter y Berry, 1991), mientras que en el caso de *Viscum album* subsp. *austriacum* (Mellado y Zamora, 2014) se ha reportado que de 3600 semillas inoculadas, únicamente el 3.15% lograron establecerse exitosamente. Del mismo modo, Queijeiro-Bolaños *et al.* (2014) realizaron inoculaciones artificiales en la misma parcela experimental y reportaron

porcentajes de germinación de 55% para *A. globosum* y 32% para *A. vaginatum*, aunque para ambas especies, solo el 2% logró completar la fase de establecimiento.

Dentro de los factores que pueden llegar a afectar la viabilidad de las semillas y el establecimiento de plántulas se encuentran principalmente: humedad, temperatura, incidencia de luz solar y fotoperiodo (Scharpf, 1970; Livingston y Blanchette, 1986; Brandt *et al.*, 2004, 2005; Amoako-Attah *et al.*, 2014). En este sentido, el bajo porcentaje de germinación obtenido durante este estudio se puede atribuir, principalmente, a un aumento en el porcentaje de humedad en el sitio comparado con años anteriores, aunado a un exceso de este mismo factor durante el almacenamiento de las semillas, lo cual probablemente incidió directamente sobre su viabilidad.

Para la realización del experimento de inoculación llevado a cabo por Queijeiro-Bolaños *et al.* (2014), se colectaron semillas en el año 2011, cuando el porcentaje de humedad relativa fue de 80% (Sistema Meteorológico Nacional, 2017), mientras que para este experimento se obtuvo un porcentaje de 88% de humedad en el ambiente durante el mes de colecta (septiembre 2015). Este aumento en la humedad relativa del sitio de estudio podría estar favoreciendo las infecciones por hongos que observamos en las semillas de muérdago, reduciendo así su capacidad para germinar.

El almacenamiento de estas mismas semillas se realizó siempre bajo condiciones de oscuridad, debido a que Scharpf (1970) menciona que la viabilidad de las semillas de *A. abietinum* y *A. occidentale* es menor bajo la incidencia de luz solar directa comparada con la alta capacidad que tienen las semillas para germinar bajo condiciones de oscuridad.

Para confirmar el fotoblastismo en estas especies es necesario realizar estudios posteriores.

Por otro lado, algunos autores sugieren que las semillas deben ser almacenadas bajo condiciones frescas y húmedas para poder ser inoculadas posteriormente (Weir, 1918; Hawksworth y Wiens, 1996; Brandt, 2005). Sin embargo, Scharpf y Parmeter (1962) encontraron que las semillas de *A. occidentale* almacenadas en seco conservaban su viabilidad a temperaturas cercanas a 2°C. Esto se debe a que un aumento en la temperatura de almacenamiento provoca la pérdida de la humedad contenida en el endospermo y afectan la viabilidad de las semillas (Scharpf, 1970). Con base en lo anterior y siguiendo el método realizado por Queijeiro-Bolaños (datos no pub.), las semillas colectadas fueron almacenadas bajo estas condiciones de temperatura (2°C). Sin embargo, la incubación se realizó a 4°C en condiciones de humedad y el ataque por hongos se hizo presente con gran frecuencia. Esto probablemente causó que las semillas perdieran su viabilidad, debido a que durante esta etapa son susceptibles principalmente a la infección por mohos cuando se mantienen bajo condiciones de frío-húmedo (Scharpf, 1970). Por tal motivo, se descartó una gran cantidad de semillas y únicamente se utilizaron las que tenían un mejor aspecto exterior. Sin embargo, no se podría asegurar que esas semillas no sufrieron algún daño al interior del endospermo.

Antes de la inoculación de las semillas en campo, se realizó un experimento para rehidratar la capa de viscina que permitiera a las semillas poder adherirse a la rama. Esto se realizó con agua oxigenada, ya que Wicker (1962) reportó que esta sustancia estimula la germinación en especies del género *Arceuthobium*. A pesar de ello, ambas especies

presentaron altos porcentajes de semillas desprendidas (aproximadamente el 80%), debido a fallas en la adhesión durante los primeros 3 meses posteriores a su inoculación, lo cual representa un valor muy alto comparado con otros muérdagos como *V. album* subsp. *austriacum* con 56.38% de semillas desprendidas (Mellado y Zamora, 2014), 44% para *Phoradendron robustissimum* (Sargent, 1995) y 16% para *Psittacanthus schiedeanus* (López-de Buen y Ornelas, 2002).

Durante el periodo en el que las semillas estuvieron expuestas en la parcela experimental, la germinación ocurrió cuando la temperatura promedio osciló entre 8 y 9 °C. Scharpf (1970) observó que la temperatura afecta tanto a la tasa como al porcentaje de germinación de *A. abietinum*. En este sentido, se ha identificado la temperatura óptima para la germinación de *A. campylopodum*, la cual es de 5°C por la noche y 15°C por el día (Beckman y Roth, 1968). Por lo tanto, la temperatura en este caso, no se consideró como un factor determinante que afectara negativamente la germinación, debido a que los datos obtenidos se encuentran dentro de este intervalo reportado como óptimo. Relacionado con lo anterior, Robinson y Geils (2006) mencionan que el éxito de germinación en los muérdagos enanos es altamente variable, va de 7 a 90%, y es influenciado por su fisiología, la depredación y otros factores ambientales; por ello, se considera indispensable generar mayor información para estas especies.

Las altas cantidades de semillas desprendidas que no logran establecerse, son probablemente contrarrestadas por la alta producción de frutos que generan las plantas de estas especies. En el caso de *A. globosum* se producen alrededor de 485 ( $\pm$  48.067) frutos por planta, mientras que para *A. vaginatum* la producción es de 827 ( $\pm$  80.563)

frutos por planta (Ávila-Licona, datos no pub.). En otros muérdagos, como *V. album* subsp. *austriacum*, la producción es aproximadamente de 2000 frutos/m<sup>2</sup> (Mellado y Zamora, 2014). Con los resultados obtenidos de germinación, se podría considerar que *A. globosum* tiene la capacidad para formar 12.61 plantas nuevas, si el 2.64% de las semillas que germinaron lograran completar la infección exitosamente; mientras que *A. vaginatum*, con un porcentaje de germinación de 0.38%, tiene la capacidad de formar 3.14 plantas nuevas.

A estas especies se les reconoce como estrategias de tipo *r* por tener una tasa reproductiva elevada, con una baja supervivencia y por lo tanto, baja densidad poblacional, además, de que los organismos se caracterizan por tener un periodo de vida muy corto comparado con las especies que tienen estrategias de tipo *K* (Smith y Smith, 2007).

No obstante, cuando las semillas son dispersadas, se enfrentan a la interacción de diversos factores bióticos y abióticos. Por ejemplo, cuando una semilla llega a caer en las acículas de las ramas de los pinos, éstas favorecen su retención y deslizamiento hasta la corteza de la rama (Hawksworth y Wiens, 1996; Brandt, 2006), lo cual podría facilitar su establecimiento. Se ha reportado que en el caso de *Arceuthobium abietis-religiosae*, sólo las semillas que caen en el follaje de los árboles pueden sobrevivir y se ven mayormente favorecidas si existe cerca un brote de crecimiento del hospedero (Cibrián *et al.*, 2007). Otras características del árbol, como su corteza, también influyen en este proceso; por ejemplo, algunas especies de pino como *P. nigra* y *P. pinaster* presentan una corteza áspera, lo cual podría facilitar la adhesión de las semillas (Mellado y Zamora, 2014). En el

caso de *P. hartwegii*, la corteza es agrietada y sus ramas son de textura áspera (Musalém y Solís, 2000) lo que podría resultar beneficioso para las semillas, ya que, a pesar de que cuentan con la capa de viscina para poder adherirse, si ésta falla, las características de la corteza de su hospedero pueden ayudar a retenerlas para poder germinar. Además, en las ramas la corteza resulta ser más delgada, lo cual podría estar favoreciendo la penetración. Se ha reportado que en ramas gruesas (aproximadamente 80 mm de diámetro), existe una mayor probabilidad de que las semillas mueran porque son incapaces de penetrarlas; sin embargo, aunque el diámetro de las ramas disminuye en la zona apical, a menudo estas ramas delgadas no soportan la infección y mueren (Sargent, 1995). De igual manera, en especies como *A. americanum* y *A. campylopodum* se ha observado que la penetración ocurre con mayor frecuencia en la base de los fascículos donde la rama presenta una corteza más delgada, lo cual representa un factor importante para la infección de estas especies (Hawksworth, 1954; Scharpf y Parmeter, 1967; Hunt *et al.*, 1996; Brandt *et al.*, 2005).

La incidencia de luz también es considerada como un factor importante que favorece el proceso de germinación de las semillas y su posterior establecimiento (Hawksworth y Wiens, 1996). Se han reportado altos niveles de infección en *Pinus sabiniana* por el muérdago *A. campylopodum* ocurridos bajo media o plena luz solar y, por el contrario, las infecciones ocurrieron en menor medida en ausencia de luz (Scharpf, 1972). Esta incidencia de luz solar es mayor en la periferia de las ramas de los hospederos; sin embargo, en estos sitios, la mortalidad de las semillas se incrementa cuando se encuentran totalmente expuestas, ya que un exceso de calor provoca su desecación

(Mellado y Zamora, 2014), a pesar de que las células de la viscina que rodean al endospermo funcionan como una capa protectora que proporciona resistencia ante alguna sequía (Kuijt, 1960; Scharpf, 1970; Brandt *et al.*, 2005). En especies como *V. album* subsp. *austriacum*, el máximo porcentaje de desecación se registró en la periferia (29%) (Mellado y Zamora, 2014), mientras que durante este experimento *A. globosum* presentó un porcentaje mayor de desecación (15.9%) en el micrositio basal y en el caso de *A. vaginatum*, el 18.6% de las semillas que se secaron se registró en el micrositio apical. En ambos sitios la exposición a la luz solar fue mayor comparada con el micrositio apical donde se desarrollan las acículas, ya que estos sitios no contaban con dicha cubierta que las protegiera.

Los resultados obtenidos indican que el micrositio más adecuado para el establecimiento de las semillas de *A. globosum* es el ápice de las ramas cuando éste se encuentra recubierto por acículas, ya que en esta zona la corteza es más delgada y fácil de penetrar, además de que las acículas funcionan como una cubierta que previene la desecación y brindan cierta protección ante la depredación. Aunque en este estudio no observamos señales de depredación, Mellado y Zamora (2014) reportaron un porcentaje de 34.63% de semillas de *V. album* subsp. *austriacum* depredadas, siendo esto más frecuente en el interior de las ramas. En el caso de *A. vaginatum* no se observó alguna preferencia por un micrositio, probablemente porque los porcentajes de semillas germinadas fueron muy bajos y no fue posible observar una interacción con los distintos factores que podrían estar afectando este proceso de establecimiento.

A pesar de que en este estudio no fue posible observar un establecimiento exitoso, Hawksworth (1995) reporta que menos del 10% de las semillas dispersadas de algunas especies de muérdago enano sí, llega a estos sitios seguros y, a pesar de ello, es un porcentaje menor al 5% el que logra establecerse y llega a infectar exitosamente a su hospedero. Los factores que intervienen en este proceso son diversos como ya vimos, e involucran desde una lluvia prolongada que termina lavando la viscina y desprendiendo a la semilla, hasta el ataque por hongos o alguna otra enfermedad (Scharpf, 1970; Hawksworth y Wiens, 1996; Mellado y Zamora, 2014). Relacionado con esto, los resultados de las correlaciones demuestran que a mayor tamaño, los árboles presentarán niveles de infestación cada vez mayores. Esta conclusión concuerda con los resultados del trabajo realizado por Hernández-Benítez *et al.* (2006), quienes demuestran que los pinos mayores a 2 m presentan un nivel alto de infestación por *A. globosum*, debido a que tienen una cobertura más amplia y un mayor tiempo de exposición a la lluvia de semillas, comparados con los pinos menores a 2 m, los cuales presentaron menor probabilidad de interceptar semillas de muérdago.

Aunado a esto, Mellado y Zamora (2014) concluyen que además de los factores antes mencionados, los árboles hospederos no son nichos homogéneos, sino que son mosaicos de micrositios adecuados y no adecuados para el establecimiento del muérdago, por lo tanto, un establecimiento exitoso se logra únicamente en puntos específicos, como resultado de la interacción parásito-hospedero y una serie de factores bióticos y abióticos, lo cual provoca un patrón espacial agregado en los muérdagos (Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2011).



## V. CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo se puede concluir lo siguiente:

1. En ambas especies la fenología fue representada por cuatro fenofases: vegetativa, floración, fructificación y dispersión de semillas.
2. La simpatria a esta escala no parece estar afectando la fenología de estas especies en Zoquiapan, Edo. de México.
3. La fenofase vegetativa fue la que predominó, seguida de la etapa de fructificación y por último la de floración; la cual presentó una gran amplitud equivalente a 15 semanas para *A. globosum* y 20 semanas para *A. vaginatum*.
4. La floración se relacionó con una mayor incidencia de luz solar, mientras que la fructificación ocurrió cuando la humedad osciló entre el 80 y el 90% y la dispersión de semillas en ambas especies comenzó cuando se registró la mayor temperatura (9.4°C).
5. La germinación de las semillas ocurrió después de la dispersión, *A. globosum* requirió aproximadamente 103 días y *A. vaginatum* alrededor de 83 días.
6. Durante el seguimiento fenológico, se reclutaron 25 plantas y 20 murieron de *A. globosum*, mientras que el reclutamiento para *A. vaginatum* fue de 13 individuos y 39 murieron.
7. En *A. globosum* el mayor porcentaje de semillas que se perdieron por no adherirse correctamente (72.7%) ocurrieron en los micrositios correspondientes a la posición media y apical, mientras que el 15.9% de las semillas se secaron en el micrositio

basal. El mayor porcentaje de germinación (2.64%) ocurrió en el micrositio apical cubierto por acículas. En *A. vaginatum* el 76.5% de las semillas se perdieron y el máximo porcentaje de desecación ocurrió en el sitio apical (18.6%). En todos los micrositos se presentó un porcentaje de germinación de 0.38%.

Ninguna semilla logró completar con éxito la etapa de establecimiento.

8. Se encontró una correlación positiva entre el diámetro a la altura del pecho de los pinos y su nivel de infestación.
9. Durante la germinación las semillas son potencialmente vulnerables a la desecación y al ataque de agentes bióticos como los hongos del moho bajo condiciones de alta humedad.
10. El conocimiento de las fechas de ocurrencia y duración de cada fase indica momentos críticos en el desarrollo de los organismos, los cuales deben ser aprovechados para la planeación de métodos alternativos de manejo que ayuden a limitar, obstaculizar o evitar su dispersión en un área.

## LITERATURA CITADA

- Agrios, G. (2005). *Plant Pathology*, 5ª ed. Elsevier y Academic Press, Burlington, 922 pp.
- Amoako-Attah, I., Lowor, S.T., Akrofi, A.Y., Adu.Gyamfi, P.K., Owusu-Ansah, F., Assuah, M.K. y Kumi-Asare, E. (2014). Growth response of *Tapinanthus bangwensis* (Engl. and Krause, Danser) seeds *in vitro* and artificial infestation in the field. *Journal of Agricultural Science*. Vol. 6, No. 9.
- Arauz, L.F. (1998). *Fitopatología : Un Enfoque Agroecológico*. Ed. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Ashman, T. y Schoen, D. (1996). Floral longevity: Fitness consequences and resource costs. En: Lloyd, D. y Barret, S. *Floral Biology*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Ayres, M. y Lombardero, M. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment* 262:263-286.
- Baranyay, J., Hawksworth F. y Smith, R. (1971). Glossary of the dwarf mistletoes terms. *Canadian Journal of Forest Research* 1-18 pp.
- Baranyay, J. y Smith, R. (1974). Low temperature damage to dwarf mistletoe fruit. *Canadian Journal of Forest Research* 4(3): 361-365.
- Barlow, B.A. (1983). Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae. En: Calder, M. y P. Bernhardt (eds.). *The biology of mistletoes*. Academic Press, Nueva York, pp. 19-46.
- Baruch, Z., Hernández, A. y Montilla, M. (1989). Dinámica del crecimiento, fenología y repartición de biomasa gramíneas nativas e introducidas de una sabana neotropical. *Sociedad Venezolana de Ecología. Ecotopicos*, Vol. 2(1): 1-13.
- Bazzaz, F., Carlson, R. y Harper, J. (1979). Contribution to the reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- Beckman, L.M. y Roth, L.F. (1968). The influence of temperature on longevity and germination of seed of western dwarf mistletoe. *Phytopathology* 58: 147-150.
- Bertness, M.D. y Callaway, R.M. (1994). Positive interactions in communities. *Ecology and Evolution*. 9:191-193.
- Bewley, J.D. y Black, M. (1994). *Seeds: physiology of development and germination*. 2nd ed. Plenum Press, London.
- Boland, G., Melzer, M., Hopkin, A., Higgins, V. y Nassuth, A. (2004). Climate change and plant diseases in Ontario. *Canadian Journal of Plant Pathology* 26: 335-350.

- Bolmgren, K. y Cowan, P.D. (2008). Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 117:424-429.
- Brandt, J.P., Hiratsuka, Y. y Pluth, D.J. (2004). Extreme cold temperatures and survival of overwintering and germinated *Arceuthobium americanum* seeds. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (174-183).
- Brandt, J.P., Hiratsuka, Y. y Pluth, D.J. (2005). Germination, penetration, and infection by *Arceuthobium americanum* on *Pinus banksiana*. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (1914–1930).
- Brandt, J.P. (2006). Life cycle of *Arceuthobium americanum* on *Pinus banksiana* based on inoculations in Edmonton, Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 (1006-1016).
- Bruno, J.F., Stachowicz, J. y Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Ecological and Evolution*, 18:119-125.
- Buen, L.L. y Ornelas, J.F. (2002). Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in Veracruz, Mexico. *American Journal of Botany* 89 : 95 – 102 .
- Bullock, S.H. (1986). Observations and an experiment on synchronous flowering. *Madroño* 33(3): 223-224.
- Bullock, S.H. y Solís-Magallanes, J. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22(1): 22-35.
- Caballero-Deloya, M. (1968). Los principales enemigos del bosque en los estados de Baja California, Chihuahua, Durango, Nayarit y Sonora. *Bosques de Clima Templado y Frío*. Publicación No. 5. Dirección General del Inventario Nacional Forestal, México, 20 pp.
- Chávez-Salcedo, L.F. (2013). *Estructura de la comunidad de artrópodos asociados a dos especies de muérdago enano (Arceuthobium spp.) parásitos de Pinus hartwegii (Lindl.) en el Parque Nacional "Zoquiapan y Anexas"*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México
- Cházaro, B.M. y Oliva, R.H. (1987). Loranthaceae del centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla. *Cactáceas y suculentas mexicanas*. 33: 55-60 pp.
- Cibrián, D., Alvarado, D., y García, S.E. (2007). Angiospermas parásitas como agentes causales de enfermedad en árboles. In *Enfermedades forestales en México* (1ra. Edici., pp. 354–441). México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2010. Manual de Sanidad Forestal. Fecha de consulta: octubre 2016.
- Damián-Domínguez, M.J.X. (2010). Fenología reproductiva de *H. concolor* y *H. aff. concolor* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 59 pp.

- Deeks, S., Shamoun, S., Punja, Z. (2001). *In vitro germination and development of western hemlock dwarf mistletoe*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture. Vol.66. 97-105.
- Diario Oficial de la Federación (DOF), 2 de abril de 2013. Programa de Manejo del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A. Gigord, L., Weis, E. y Bernasconi, G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22:432-439.
- Escudero, M. y Cibrian, D. (1985). Determinación del periodo de dispersión de *Arceuthobium globosum grandicaule*, en la región central de México. Soc. Mex. de Entom. Tercera memoria. Simposio Nacional sobre Parasitología Forestal. Saltillo, Coahuila, Méx. 342-351 pp.
- Fanjul, L. y Barradas, V. (1987). Diurnal and seasonal variation in the water relations in some deciduous and evergreen trees of a deciduous forest of the western coast of México. *Journal of Applied Ecology* 24: 289-303.
- Figuerola, J., Armesto, J., Hernández, J. (1996). Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69:243-251. Santiago, Chile.
- García, L., Droppelmann, F., Rivero, M. (2013). Morfología y fenología floral de *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae) en un huerto semillero clonal en la región de Los Ríos, Chile. *BOSQUE* 34(2): 221-231. Valdivia, Chile.
- Geils, B.W. y Vázquez, I. (2002). Loranthaceae and Viscaceae in North America. En: Cibrián, J. y Moody, B. (eds.). *Mistletoes of North American Conifers*. Reporte Técnico. RMRS-GTR-98. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT. 1-8 pp.
- Geils, B.W., Cibrián, J., y Moody, B. (2002). *Mistletoes of North American Conifers*. Reporte Técnico. RMRS-GTR-98. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT. 123 pp.
- Godschalk, S.K.B. (1983). *The reproductive phenology of three mistletoe species in the Loskop Dam Nature Reserve, South Africa*. S. Afr. J. Bot. 2(1)
- Hall, L.S., Krausman, P.R. y Morrison, M.L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.
- Hatcher, M.J., y Dunn, A. M. (2011). Plant pathogens and parasitic plants. In *Parasites in Ecological Communities, from Interactions to Ecosystems* (pp. 176–222). New York: United Kingdom at the University Press, Cambridge.
- Hawksworth, F.G. (1954). Observations on the age of lodgepole pine tissues susceptible to infection by *Arceuthobium americanum*. *Phytopathology*, 44: 552.

- Hawksworth, F.G. (1961). Dwarf mistletoe of ponderosa pine in the Southwest. U.S. Dep. Agric. For. Serv. Tech. Bull. 1246.
- Hawksworth, F.G. y Wiens, D. (1965). *Arceuthobium* in México. *Brittonia*. 17:213-238 pp.
- Hawksworth, F.G. y Wiens, D. (1996). *Dwarf mistletoes: Biology, pathology and systematics* (p. 410 pp). United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Hawksworth, F.G. y Wiens, D. (1972). *Biological control of forest diseases*. Fifteenth Congress of the International Union of Forestry Research Organizations; 1971 March; Gainesville, FL. Ottawa, ON: Canadian Forestry Service: 83-92.
- Hawksworth, F.G., Wiens, D. y Geils, B.W. (2002). *Arceuthobium in North America*. En: Geils, B.W., Cibrián, J. y Moody, B. (eds.). *Mistletoes of North American conifers*. Reporte Técnico General RMRS-GTR-98. United States Department of Agriculture, Forest Service. Fort Collins. pp. 29-56.
- Heinricher, E. (1915). Ueber besondere Keimungsbedingungen welche die Samen der Zwergmistel, *Arceuthobium oxycedri* (D.C.) M. Bieb., beanspruchen. *Centralbl. Bakt.* 42:705-711.
- Henning, S., y Heide-Jorgensen. (2008). *Parasitic flowering plants* (p. 438). U.S.A.: Brill.
- Hernández-Benítez, R., Cano-Santana, Z., y Castellanos-Vargas, I. (2006). Incidencia de infestación de *Arceuthobium globosum grandicaule* (Hawksw. & Wiens) en *Pinus hartwegii* Lindl. *Rev. Ciencia Forestal En México*. Vol. 30. Núm. 97, 79–86.
- Hudler, G. y French, D. (1976). Dispersal and survival of seeds of eastern dwarf mistletoe. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 6, núm. 3, pp 335-340.
- Hunt, R.S., Owens, J.N. y Smith, R.B. (1996). Penetration of western hemlock, *Tsuga heterophylla*, by the dwarf mistletoe *Arceuthobium tsugense*, and development of the parasite cortical system. *Can. J. Plant Pathol.* 18: 342-346.
- Keeley, J. (1991). Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *The Botanical Review* 57: 81-116.
- Kudo, G. (2006). Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. En: Harder, L.D. y Barrett, S.C. *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford, University Press. New York.
- Kuijt, J. (1960). *The distribution of dwarf mistletoes, Arceuthobium in California*. *Madroño*. 15:129-139.
- Leith, H. 1970. Phenology in productivity studies. In Reiche, D.F. (ed) *Analysis of temperature forest ecosystems*. Springer Verlag, Berlin. 290-295 pp.

- León, J.L. , Coria, R., Cruz, M. (1996). Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, 35:45-64.
- Lichter, J.M. y Berry, A.M. (1991). Establishment of the mistletoe *Phoradendron macrophyllum*: Phenology of early stages and host compatibility studies. University of Chicago. California. *Bot. Gaz.* 152(4):468-475.
- Lieberman, D. y Lieberman, M. (1984). The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 161-172.
- Lieth, H. (1997). Aims and methods in phenological monitoring, in Phenology. En Lieth H. y Schwartz, M. Ed. *Seasonal Climates*. Leiden, The Netherlands. pp. 1-21
- Livingston, W.H. y Blanchette, R.A. (1986). Eastern dwarf mistletoe seed storage, germination and inoculation of spruce seedlings. *Forest Sci.* Vol. 32, No. 1, pp. 92-96.
- Loomis, R.S. y Connor, S.J. (1992). Development. Pp. 104-128, en Loomis, R.S. y Connor S.J. (eds.). *Crop ecology: productivity and management in agriculture systems*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Lovett-Doust, J. y Lovett-Doust, L. (eds.). (1988). *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*. Oxford University Press. Nueva York y Oxford. 344 pp.
- Madrigal, S., Vázquez, I. y Velasco, E. (2007). Obtención de parámetros dasométricos para evaluar efecto causado por *Arceuthobium vaginatum* en *Pinus hartwegii* del Nevado de Colima. En: VIII Congreso Mexicano de Recursos Forestales, Morelia, Michoacán, pp. 1-7.
- Manion, P.D. (1991). *Tree Disease Concepts* (p. 402). Prentice Hall.
- Martí, M.G., Palacio, S., Milla, R. (2004). Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid, España. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF. pp. 129-162.
- Martínez, M. (1948). *Los pinos mexicanos*. Botas, México, 361 pp.
- Mathiasen, R.L., Shaw, D.C., Nickrent, D.L. y Watson, D.M. (2008). Mistletoes: Pathology, Systematics, Ecology, and Management. *Plant Disease*, 92(7), 988–1006.
- Matos, J. (1995). *Pinus hartwegii* and *P. rudis*: A critical assessment. *Systematic Botany*. 20:6-20
- Mellado, A. y Zamora, R. (2014). Linking safe sites for recruitment with host-canopy heterogeneity: The case of a parasitic plant, *Viscum album* subsp. *austriacum* (Viscaceae). *American journal of botany*. Vol. 101(6).pág. 957-964.
- Molau, U. (1995). Reproductive ecology and biology. En: Press, M. y Graves, J. *Parasitic plants*. Ed. Chapman and Hall, London, pp. 152-156.

- Mostacedo, B., Pereira, M., Fredericksen, T. (2001). Dispersal of anemocorous and autocorous seeds during the dry season in logged areas in a tropical dry forest. *Ecología de Bolivia* 36:3-16.
- Muir, J.A. (1975). Photosynthesis by dwarf mistletoe seeds. *Can. For. Serv. Bi-Mon. Res. Notes*, 31: 17.
- Musalém, M.A. y Solís, M.A. (2000). Monografía de *Pinus hartwegii*. SAGAR.INIFAP. CIRCE Campo Experimental Valle de México. Libro Técnico No. 3, Chapingo, Estado de México. 96 p.
- Musselman, L.J., y Press, M. (1995). Introduction to parasitic plants. In M. Press & J. Graves (Eds.), *Parasitic Plants* (p. 292). New York: Chapman & Hall.
- Nickrent, D.L., Duff, J., Colwill, A., Wolfe, A., Young, N., Steiner, K. y Pamphilis, C. (1998). Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. *Molecular Systematics of Plants II, DNA Sequencing*, 211–241.
- Norton, D.A. y Carpenter, M.A. (1998). Mistletoes as parasites: Host specificity and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(3), 101–5.
- Obieta, C. y Sarukhán J. (1981). *Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de Pinus hartwegii*. I. Estructura y composición florística. Boletín de la Sociedad Botánica de México. No. 41, México. pp. 75-124
- Ochoa-Gaona, S., Pérez, I., Jong, B. (2008). *Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México*. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 56(2): 657-673.
- Opler, P., Frankie, G. y Baker, H. (1976). Rainfall as a factor in the synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- Papavero, N. (1994). Fundamentos prácticos de taxonomía zoológica: colecciones, bibliografía, nomenclatura. Ed. UNESP. 285 PP.
- Probert, R. (1992). The role of temperature in germination ecophysiology. En: Fenner, M. *Seed. The ecology of regeneration in plant communities*. 285-325. C.A.B. International, Wallingford, U.K.
- Queijeiro-Bolaños, M.E. (2007). *Interacciones entre dos especies de muérdago enano (Arceuthobium spp.) y Pinus hartwegii en el Parque Nacional Zoquiapan, Estado de México: El papel del disturbio*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México
- Queijeiro-Bolaños, M.E., Cano-Santana, Z. y Castellanos-Vargas, I. (2011). *Distribución diferencial de dos especies de muérdago enano sobre Pinus hartwegii en el área natural protegida "Zoquiapan y anexas", Estado de México*, *Acta Botanica Mexicana* 96: 49–57.



- a) Queijeiro-Bolaños, M.E., Cano-Santana, Z. y Castellanos-Vargas, I. (2013). *Does disturbance determines the prevalence of dwarf mistletoe (Arceuthobium, Santalales: Viscaceae) in Central Mexico?*. Revista Chilena de Historia Natural (86). pp. 181-190.
- b) Queijeiro-Bolaños, M.E., Cano-Santana, Z. y García-Guzmán, G. (2013). *Incidence, severity, and aggregation patterns of two sympatric dwarf mistletoe species (Arceuthobium spp.) in Central Mexico*. European Journal of Forest Research. 133(2). pp. 297-306.
- Queijeiro-Bolaños, M.E. (2015). *Interacciones entre dos especies de muérdago enano y su hospedero: importancia de las asociaciones bióticas*. Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. UNAM. México
- Queijeiro-Bolaños, M.E., González, E.J., Martorell, C., Cano-Santana, Z. (2017). Competition and facilitation determine dwarf mistletoe infection dynamics. *Journal of Ecology*, 105(3), 775-785.
- Ragusa-Netto, J. y Silva, R.R. (2007). *Canopy phenology of a dry forest in western Brazil*. Braz. J. Biol., 67(3): 569-575.
- Rathcke, B. y Lacey, E.P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179-214
- Robinson, D. y Geils, B. (2006). Modelling dwarf mistletoe at three scales: life history, ballistics and contagion. *Ecological modelin*. 199: 23-38.
- Rivera, G. y Borchert, R. (2001). Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiology* 21: 201-212.
- Rodríguez, A. (1983). Muérdago enano sobre *Abies*, *Pinus* y *Pseudotsuga* de México. 7-45 pp.
- Rodríguez, A. (1985). Infestación del muérdago enano (*Arceuthobium vaginatum* (Willd.) Presl.ssp. *vaginatum*) en el repoblado de *Pinus hartwegii* Lindl. del Parque Nacional Zoquiapan, Estado de México. Boletín Técnico No. 122.
- Rodríguez, A. (1986). Distribución altitudinal y calificación del muérdago enano en el Campo Experimental Forestal "San Juan Tetla", Puebla. Rev. Ciencia Forestal. Núm. 60 Vol. II.
- Rojas, M.C. (1983). Distribución de *Arbutus* spp. y su relación con *Abies religiosa*, *Alnus firmifolia* y *Pinus* spp. en la Estación Experimental Zoquiapan. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 101 pp.
- Sakai, A., y Larcher, W. (1987). Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. *Ecological studies*. Vol. 62. Analysis and synthesis. Springer-Verlag New York Inc., New York.

- Sargent, S. (1995). Seed fate in a tropical mistletoe: The importance of host twig size. *Functional Ecology* 9: 197-204. Ithaca, USA.
- Scharpf, R.F. (1984). Host resistance to dwarf mistletoes. En Hawksworth y Scharpf, Biology of dwarf mistletoes; proceedings of the symposium. USDA. Forest Service. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. General Technica1 Report RM-111 70-76 pp.
- Scharpf, R.F. (1970). Seed viability, germination and radicle growth of dwarf mistletoe in California. USDA Forest Service Research Paper PSW.Vol.59.pág.23.
- Scharpf, R.F. (1963). Epidemiology and parasitism of the dwarf-mistletoe, *Arceuthobium campylopodum* Engelm., in California. Tesis Doctoral, University of California, Berkeley, California.
- Scharpf R.F. y Parmeter, J. (1967). The biology and pathology of dwarfmistletoe: *Arceuthobium compylopodum* f. *abietinum*, parasitizing true firs (*Abies* spp.) in California. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service. pág. 42
- Scharpf, R.F. y Parmeter, J.R. (1962). The collection, storage and germination of seeds of a dwarf mistletoe. *J. Forestry* 60: 551-552.
- Schwartz, M.D. (2003). Introduction. pp.3-7, en: Schwartz, M.D. (ed.). Phenology: An integrative environmental science. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Shen, H., Ye, W., Hong, L., Huang, H., Wang, Z., Deng, X. y Xu, Z. (2006). Progress in parasitic plant biology: host selection and nutrient transfer. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 8(2), 175–85.
- Sistema Meteorológico Nacional. (2017). Consultado en <http://smn.cna.gob.mx/es/>.
- Smith, T.M. y Smith, R.L. (2007). Ecología. 6ta edición. Ed. Pearson Educación. Madrid. 776 pp.
- Smith, R.B. y Wass, E.F. (1979). Infections trials with three dwarf mistletoe species within and beyond their known ranges in British Columbia. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1, 47–57.
- Snyder, M.A., Fineschi, B., Linhart, Y.B. y Smith, R.H. (1996). Multivariate discrimination of host use by dwarf mistletoe *Arceuthobium vaginatum* subsp. *cryptopodum*: Inter- and intraspecific comparisons. *Journal of Chemical Ecology*, 22(2), 295–305.
- Sprengel, C. (1996). Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. En: Lloyd, D. y Barret, S. *Floral Biology*. Chapman and Hall, Nueva York, pp. 25-29.
- Van Schaik, C. Terborgh, J. y Wright S. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.

- Vázquez, I., Villa, A. y Madrigal, S. (2006). *Los muérdagos (Loranthaceae) en Michoacán*. INIFAP-División Forestal Uruapan, Michoacán. Libro Técnico, número 2. México. 98 pp.
- Watson, D.M. (2001). Mistletoe-A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 219–49.
- Weir, J.R. (1918). Experimental investigations on the genus *Razoumojskya*. *Bot. Graz.* 66:1-31.
- Whitehead, D. (1983). Wind pollination: Some ecological and evolutionary perspectives. En: Real, L. *Pollination Biology*. Academic Press, Nueva York, pp. 97-106.
- Wicker, E.F. (1962). Rapid germination as a viability test for seed of *Arceuthobium* spp. *Phytopathology* 52: 757. Wicker, Ed F.
- Wicker, E.F. (1967). Seed destiny as a klendusic factor of infection and its impact upon propagation of *Arceuthobium* spp. *Phytopathology*. 57:1164-1168.
- Wicker, E.F. (1974). Ecology of dwarf mistletoe seed. USDA For. Serv. Res. Pap. INT-154
- Zamora, R., García-Fayos, P., Gómez-Aparicio, L. (2004). Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, Madrid, España. pp. 317-393.